ISSN 0006—8136

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ВСЕСОЮЗНОЕ БОТАНИЧЕСКОЕ ОБЩЕСТВО

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ



ТОМ 72

12

ДЕКАБРЬ



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»
ЛЕНИНГРАДСКОЕ ОТДЕЛЕНИЕ
1987

Журнал основан в 1916 г.

Издается 12 раз в год

УДК 561 (477.61/.62)

Н. С. Снигиревская

О ТАК НАЗЫВАЕМОЙ «ЛЕПИДОДЕНДРОПСИСОВОЙ ФЛОРЕ» ДОНБАССА И ЕЕ ГЕОЛОГИЧЕСКОМ ВОЗРАСТЕ

N. S. SNIGIREVSKAYA. ON THE SO-CALLED «LEPIDODENDROPSIS FLORA» OF THE DONETS BASIN AND ITS GEOLOGICAL AGE

Излагается история описания и интерпретации так называемой «лепидодендропсисовой флоры» Южного Донбасса. Показано, что она представлена одним видом с приоритетным названием *Helenia karakubensis* (Schmalh.) Snig. comb. nov. Приводятся описание вида и список синонимов его названия. На основании находок археоптерисовых и аневрофитовых выше горизонтов с хеленией предлагается заключающую их туфогенную толщу датировать поздним девоном.

Значение лепидодендропсисов во флорах верхнего девона и в эволюции палеозойских плауновидных неоднократно обсуждалось в палеоботанической литературе (см., например, Jongmans, 1954; Радченко, 1957; Ищенко, 1961; Schweitzer, 1969; Ананьев, 1974; Chaloner, Sheerin, 1979; Сенкевич, 1982, 1984). Однако в применении к флоре верхнего девона Донбасса эпитет «лепидодендропсисовая» (Jongmans, 1939, 1954; Ищенко, 1961) введен ошибочно. Доказательству этого положения и возрасту донецких лепидодендропсисов и посвящена настоящая статья. Результаты детального исследования этих растений будут рассмотрены в специальной публикации.

Как известно, в 1894 г. И. Ф. Шмальгаузен опубликовал первое сообщение о находке верхнедевонской флоры в вулканогенных отложениях Южного Донбасса у пос. Большой Каракубы (ныне пос. Раздольное, Старобешевский р-н, Донецкая обл.). Местонахождение флоры было в береговом обнажении в прослое глинистого песчаника по левому берегу р. Мокрой Волновахи (М. Волновахи) у плотины 2-й мельницы, в 4 км от ее впадения в р. Кальмиус, близ устья балки, ныне называемой балкой М. Д. Залесского (Снигиревская, 1984а).

В 50-х годах это местонахождение было утрачено при проведении железной дороги от Дробильно-обогатительной фабрики № 2 (ДОФ-2) к г. Комсомольску. Ныне против бывшего местонахождения на правом берегу р. М. Волновахи сохранились лишь остатки плотины мельницы.

В составе флоры Шмальгаузен (1894) описал 2 вида археоптерисов — *Archaeopteris archetypus* Schmalh. и *A. fissilis* Schmalh., 3 вида проблематичных папоротниковидных растения — *Dimeripteris gracilis* Schmalh., *D. fasciculata* Schmalh., *Sphenopteris lebedevii* Schmalh. (*Sphenopteridium lebedevii* (Schmalh.) Ananiev; Ананьев, 1959), а также плауновидное растение, которое он определил как *Lepidodendron karakubensis* Schmalh. (Шмальгаузен, 1894; табл. I, *13*, *14*). Этот комплекс видов Шмальгаузен уверенно определил как верхнедевонский. До настоящего времени его мнение никем не оспаривалось и является общепринятым (см., например, Айзенверг, Лагутин, 1970).

Представление о флоре верхнего девона Южного Донбасса значительно обогатилось благодаря работам М. Д. Залесского. В частности, в вулканогенных отложениях по обоим берегам р. М. Волновахи близ пос. Раздольное им было описано несколько местонахождений древесин археоптерисовых, для которых

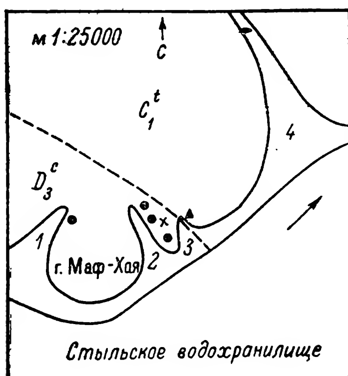


Рис. 1. Схема расположения точек с находками хелении и древесин археоптерисовых в окрестностях горы Маф-Хая.

1 — балка непосредственно выше горы Маф-Хая, 2 — балка Елена—Тарама, 3 — балка Контактовая, 4 — балка Бузиновая (мелкие выемки между балками Бузиновой и Контактовой не указаны). Черными точками обозначены выходы слоев с хелениями, крестиком — с древесинами археоптерисовых, черным треугольником — с остатками аневрофитовых. Пунктиром показана условная граница между породами девона и карбона.

он ввел название *Callixylon trifilievii* M. Zalessky[1] (Zalessky, 1909; М. Залесский, Ю. Залесский, 1921; Lemoigne et al., 1983). На правом берегу реки им были найдены также окаменелые стебли плауновидного растения с сохранившейся анатомической структурой (Ю. Залесский, 1918; М. Залесский, Ю. Залесский, 1921), отнесенные к *Lepidodendron caracubense* (Schmalh.) M. Zalessky на основании одинакового с видом Шмальгаузена строения поверхности коры. Однако Залесский латинизировал его и создал новую комбинацию, которая с точки зрения современных правил ботанической номенклатуры является незаконной. Позднее в подстрочном примечании к статье, посвященной описанию *Caracuboxylon* (Zalesskij, Čirkova, 1930), Залесский выразил сомнение в идентичности анатомически изученного плауновидного растения виду Шмальгаузена и предложил для своей находки название *Lepidodendron caracubicum* M. Zalessky.

На протяжении многих лет работы в Донбассе Залесский вместе с Е. Ф. Чирковой исследовал вулканогенные породы также в районе пос. Стылы, находящегося выше по течению р. М. Волновахи от пос. Раздольное. На левом берегу реки (теперь Стыльского водохранилища колхоза им. Ф. Э. Дзержинского; Геологические памятники Украины, 1985) Чиркова нашла богатое местонахождение плауновидных растений в балке, расположенной непосредственно ниже по течению от горы Маф-Хая (рис. 1). В честь Чирковой Залесский назвал эту балку Елена—Тарама (Тарама — название балки, употребляемое местным греческим населением Стылы и Раздольного). В обнажениях вулканогенных пород, вскрытых в этой балке, Залесский (Zalesskij, 1931) описал 28 видов из 7 родов. Среди них 4 были новыми — *Helenia* и *Heleniella*, названные в честь Чирковой, а также *Amadokia* и *Volnovakhia*. Залесский, однако, считал, что не исключена идентичность родов *Helenia* и *Heleniella*, а также *Heleniella* и *Amadokia*. Он отмечал, что некоторые растения, как например *Lepidodendron stylicum* M. Zalessky (Zalesskij, 1931; табл. V, *7*; табл. VI, *5—5c*; табл. VII, *5*; табл. VIII, *1*, *1a*), сохранились анатомически. К сожалению, ему не пришлось изучить внутреннее строение других объемно сохранившихся остатков, в противном случае он не мог бы не признать их идентичными описанному ранее из окрестностей Раздольного *Lepidodendron caracubense* (М. Залесский, Ю. Залесский, 1921).

Одновременно, работая на Урале, Залесский обнаружил открытую им в верхнем девоне Донбасса *Helenia* также в визейских отложениях восточного склона Урала и назвал ее *H. inopinata* M. Zalessky (Залесский, 1930). Статья о визейских находках вышла раньше, чем посвященная донецкой верхнедевонской флоре, и поэтому уральский вид фактически является типом рода *Helenia*, однако открытого впервые в Донбассе.

Между тем спустя 2 года после публикации Залесского о донецких хелениях вышла в свет работа I. Lutz (1933), в которой он описал в деталях род *Lepidodendropsis* из кульмских отложений Германии. По мнению Lutz, его род отличался от *Helenia* наличием «дополнительных» листовых подушек. Однако, как позднее отмечала P. Dansé-Corsin (1958), такие «дополнительные» подушки

---

[1] При таксонах имя М. Д. Залесского следует писать полностью с одним инициалом — M. Zalessky, так как написание Zalessky было принято во «Флоре СССР» (1964) в применении к К. М. Залесскому. В индексе авторских сокращений, изданных в Кью (Draft index 1980: 246), для последнего принята иная версия — Zalesskij.

характерны для всех плауновидных с неопадающей листвой. W. Jongmans (1939) высказал сожаление о том, что Lutz (1933) не обратил должного внимания на описанную Залесским среди других видов в балке Елена—Тарама *Heleniella theodori* M. Zalessky, которую, по его мнению, также следовало бы отнести к *Lepidodendropsis*. Jongmans (1939) совершенно верно отмечал, что все формы плауновидных, описанные Залесским в балке Елена—Тарама, являются в действительности остатками одного вида, который он, однако, называл *Lepidodendropsis theodori* (M. Zalessky) Jongm. Новая комбинация, предложенная Jongmans в объяснениях к иллюстрациям, была незаконной. Даже если предположить, что растения, описанные Залесским и Lutz, идентичны, то законным в таком случае было бы название *Heleniella* (Zalesskij, 1931: 573), которое в действительности является синонимом *Helenia*.

Jongmans отождествлял *Heleniella theodori* с *Lepidodendron karakubense*. Он высказал предположение о том, что последний также должен быть включен в род *Lepidodendropsis*, однако, как он отметил, «it is not certain» (Jongmans, 1954 : 218). Виды рода *Micheevia*, описанного Залесским из нижнего карбона Урала (Залесский, 1930), он отчасти относил к *L. hirmeri* Lutz, а отчасти, в том числе *H. inopinata*, — к *L. theodori*.

Обсуждая взаимоотношения родов *Lepidodendropsis* и *Protolepidodendron* и не считая раздвоение листовой пластинки у *P. sharyanum* Krejci важным таксономическим признаком для родового обособления, Jongmans (1939) допускал возможность объединения этих двух родов в один с приоритетным названием *Protolepidodendron*. Однако в дальнейшем он оперировал родовым названием *Lepidodendropsis*.

Как известно, Jongmans (1954) понимал род *Lepidodendropsis* очень широко. Испытывая трудности в использовании «лепидодендропсисовой флоры» для датировки и стратиграфии отложений, он предложил рассматривать ее как переходную от позднего девона к раннему карбону, считая ее космополитной. Jongmans (1954), по мнению H. Sze (1956), излишне расширил объем рода *Lepidodendropsis*, соединив в нем разные в морфологическом отношении растения. Первая попытка ревизовать этот род была предпринята Dansé-Corsin (1958).

Что касается хелениевой флоры Донбасса, то вслед за Jongmans (1954) ее стали интерпретировать как флору лепидодендропсисов (Ищенко, 1961; Іщенко, 1964; Юрина, 1969; Ананьев, 1974, и др.). При этом Т. А. Ищенко (1961), изучая флору в балке Елена—Тарама (название, присвоенное ей Залесским, однако, не упоминалось, будучи утраченным на многие годы), определила в ней 4 вида рода *Lepidodendropsis*: *L. hirmeri*, *L. cyclostigmatoides* Jongm., Gothan et Darrah, *L. vandergrachtii* Jongm., Gothan et Darrah., *L. sigillarioides* Jongm., Gothan et Darrah. Ищенко (1961 : 99; Іщенко, 1964 : 87) поставила знак равенства между *L. hirmeri* и *L. theodori*, с чем нельзя согласиться.

Одновременно она (Іщенко, 1964) впервые описала ряд других видов, в том числе *Asterocalamites* sp., *Archaeosigillaria* cf. *vanuxemii* (Goepp.) Kidst., *Artisia approximata* (Brongn.) Corda и др. Судя по изображениям, остатки растений происходят из разных горизонтов, залегающих как выше, так и ниже слоев с остатками хелении, а также из этих слоев. Описанный Ищенко комплекс нуждается в ревизии, что особенно важно в связи с датировкой вулканогенной толщи.

Как известно, Ищенко (1961) предлагала проводить границу между системами (девоном и карбоном) в Южном Донбассе в основании туфогенной толщи с «лепидодендропсисовой флорой», которая датировалась ею как C_1^ta. Определение этой пачки как раннетурнейской основывалось на сопоставлении остатков плауновидных в балке Елена—Тарама с лепидодендропсисами из Германии, описанными Lutz (1933). При этом ошибочно толковалось положение в разрезе археоптерисовых, якобы встречающихся лишь ниже «лепидодендропсисовой флоры»: «Растительные остатки найдены нами в приконтактовой толще туфогенных пород, залегающих между отложениями достоверно нижнекарбонового возраста и верхнедевонскими породами с археоптерисовой флорой» (Ищенко, 1961 : 99). В этой интерпретации и под названием «лепидодендропсисовой» флора хелений наиболее часто упоминается в литературе.

Сравнительно недавно из той же точки, которая отмечается как находящаяся в интервале между горой Маф-Хая и балкой Бузиновой (как известно, в ней вскрываются уже морские отложения), описан новый вид плауновидного под названием *Colpodexylon* (?) *schopfii* Lemoigne, Itschenko [2] (1980). Авторы приводят описание внешнего и внутреннего строения единственного стебля, который по строению проводящей системы сопоставлен с таковым у *Asteroxylon*. Два других образца из того же местонахождения приводятся как incertae sedis cf. *Lycophyta* (Lemoigne, Itschenko, 1980). Однако отмечается сходство их анатомического строения с таковым у *Lepidodendropsis kazachstanica* Senk. (Iurina, Lemoigne, 1975), *Leclercqia complexa* Banks, Bonamo, Grierson (1972), а также *Lepidodendron stylicum* [3] (Zalesskij, 1931). Вопреки более ранним работам Ищенко (1961, 1964) возраст пачки, заключающей материалы, описанные в статье с Lemoigne, интерпретируется как поздний девон без какого-либо упоминания того факта, что «флора лепидодендропсисов» (Ищенко, 1961) происходит из той же пачки и того же местонахождения. Создается впечатление, что авторы рассматривают их как разные точки. Однако адрес, указанный в статье, относится к классическому местонахождению Залесского и Чирковой в балке Елена—Тарама.

Проводимое автором на протяжении нескольких лет (1974—1981) послойное палеоботаническое изучение вулканогенных отложений Южного Донбасса позволило выявить большое число новых местонахождений ископаемых растений, в том числе с хорошо сохранившейся анатомической структурой, например археоптерисовых (Снигиревская, 1982, 1983, 1984а, б, 1985) — побегов (вегетативных и генеративных) и древесин, иногда в органической связи с корневыми системами. Послойный отбор и дальнейшее исследование растений с применением анатомического метода дали возможность разобраться в последовательности вертикального и площадного распространения ископаемых растений, а также решить многие спорные вопросы их морфологии, анатомии и систематики и более уверенно использовать их для стратиграфических построений.

Удалось точнее обозначить на карте положение балки Елена—Тарама, утраченной с годами в работах палеоботаников. Оно и не было определено в публикациях Залесского. Фотографическое изображение классического местонахождения хелений («лепидодендропсисовой флоры») имеется в статье Jongmans (1939, табл. I, *c*), который побывал на экскурсии в Донбассе вместе с Залесским и Чирковой во время XVII Международного геологического конгресса в 1935 г. Балка Елена—Тарама находится, как уже отмечалось (Снигиревская, 1984а), непосредственно ниже горы Маф-Хая по течению р. М. Волновахи на левом берегу Стыльского водохранилища.

Исследование в балке Елена—Тарама огромного числа образцов плауновидных подтвердило мнение Jongmans (1939) о том, что они представлены одним видом. Однако приоритетное видовое название этого растения принадлежит Шмальгаузену (1894), описавшему его первые находки как один из видов рода лепидодендрон — *L. karakubense*. Приоритетным родовым названием является *Helenia* Залесского. В связи с этим представляется необходимой новая комбинация [4] — *Helenia karakubensis* (Schmalh.) Snig., которая бы реабилитировала законные названия двух отечественных ученых, в свое время четко распознавших новизну открытых ими растений.

Helenia karakubensis (Schmalh.) Snig. comb. nov.

(рис. 2—5)

Lepidodendron Schmalh. 1894, Mem. Com. géol. 8 (3) : 16, tab. I, fig. 13, 14; Залесский Ю. 1918, Ежегодн. Русск. палеонтол. об-ва 2 : 90, «*karakubense*»; Залесский М., Залесский Ю. 1921, Ежегодн. Русск. палеонтол. об-ва 3 : 11,

---

[2] Приоритетная транслитерация Ищенко — Ischenko (Ищенко, 1965), хотя в статье о тиразофитоне приводится иное написание — Itschenko (Ищенко, 1974).

[3] В написании второго инициала М. Д. Залесского имеется опечатка в двух местах — вместо «D» указывается «C» (Lemoigne, Itschenko, 1980 : 676, 677).

[4] Г. П. Радченко (Петросян, 1959), исследуя флору тубинской свиты Минусинской котловины, предлагал комбинацию *Protolepidodendron karakubense* (Krejci) Radcz.

табл. II, III, «*caracubense* (Schmalh.) M. Zalessky». — *L. caracubicum* M. Zalessky 1930, Bul. Acad. Sci. URSS, Cl. Sci. mathem. natur. 10 : 1009. — *Helenia bakhassuensis* M. Zalessky 1931, Bul. Acad. Sci. URSS, Cl. Sci. mathem. natur. 1 : 562, tab. I, fig. 1, 1a — *H. approximata* M. Zalessky, l. c.: 562, tab. I, fig. 2. — *H. confluens* M. Zalessky, l. c. : 563, tab. I, fig. 3. — *H. microrugosa* M. Zalessky, l. c. : 564, tab. I, fig. 4. — *H. costata* M. Zalessky, l. c. : 564, tab. I, fig. 5. — *H. undata* M. Zalessky, l. c. : 564, tab. I, fig. 6, tab. II, fig. 1—3. — *H. sinuosa* M. Zalessky, l. c. : 565, tab. II, fig. 4. — *H. helenataramensis* M. Zalessky, l. c. : 566, tab. II, fig. 6, tab. III, fig. 4, 4a. — *H. stylensis* M. Zalessky, l. c. : 566, tab. III, fig. 2. — *H. elegans* M. Zalessky, l. c. : 567, tab. III, fig. 1. — *H. genuina* M. Zalessky, l. c. : 567, tab. III, fig. 5, 5a. — *H. bella* M. Zalessky, l. c. : 568, tab. IV, fig. 1—4. — *H. volnovakhica* M. Zalessky, l. c. : 569, tab. V. fig. 8, 8a. — *H. prisca* M. Zalessky, l. c. : 569, tab. VI, fig. 4.— *H. conciliata* M. Zalessky, l. c. : 570, tab. VI, fig. 7. — *H. similis* M. Zalessky, l. c.; 570, tab. VII, fig. 2. — *H. pulchella* M. Zalessky, l. c. : 571, tab. VII, fig. 3, 3a. — *H. vera* M. Zalessky, l. c. : 571, tab. VII, fig. 4. — *H. germana* M. Zalessky, l. c. : 571, tab. VIII, fig. 3, 3a. — *H. gracillima* M. Zalessky, l. c. : 587, tab. VIII, fig. 4. — *Heleniella theodori* M. Zalessky, l. c. : 573, tab. IV, fig. 5—6a, tab. V, fig. 1,[5] 3, 5, tab. VI, fig. 1, 8, tab. VII, fig. 4, 6, 6a. — *H. bellula* M. Zalessky, l. c. : 587, tab. VIII, fig. 2. — *Amadokia tchirkovae* M. Zalessky, l. c. : 577, tab. V, fig. 6, 6a. — *Lepidodendron stylicum* M. Zalessky, l. c. : 578, tab. V, fig. 7, tab. VI, fig. 5, 5c, tab. VII, fig. 5, tab. VIII, fig. 1, 1a. — *L. satteles* M. Zalessky, l. c. : 580, tab. V, fig. 1, tab. VIII, fig. 1, 1a. — *Bergeria bellula* M. Zalessky, l. c. : 580, tab. III, fig. 3. — *B. confluens* M. Zalessky, l. c. : 581, tab. VI, fig. 3, 3a. — *Knorria microcostata* M. Zalessky, l. c. : 581, tab. III, fig. 6. — *Volnovakhia sagenarioides* M. Zalessky, l. c. : 582, tab. VI, fig. 2. — *Lepidodendropsis theodori* (M. Zalessky) Jongmans 1939, Jaarsversl. geol. Bur. Mijngebied Heerlen : 65, tab. VI—XV, tab. XVI, fig. 19—23. — *Heleniella* sp. 1931, Bul. Acad. Sci. URSS, Cl. Sci. mathem. natur. 1 : 576, tab. V, fig. 4, tab. VI, fig. 6. — *Colpodexylon* (?) *schopfii* Lemoigne et Itschenko 1980, Geobios 13 : 672, tab. I, fig. 1—15. — *Incertae sedis* cf. *Lycophyta*, in Lemoigne, Itschenko 1980, Geobios 13 : 675, tab. II, fig. 1—12. — «Vgl. *Lepidodendron* (*stylicum* M. Zalessky)» in Jongmans 1939, Jaarsversl. geol. Bur. Mijngebied Heerlen: 65, tab. VI, fig. 24, 24a, tab. XVII, XVIII. — *Lepidodendropsis hirmeri* auct. non Lutz, Ищенко, 1961, Палеонт. журн. 3 : 100, табл. VII, фиг. 1—4. — *L. cyclostigmatoides* auct. non Jongm., Gothan et Darrah. l. c. : 100, табл. VII, фиг. 5—7. — *L. vandergrachtii* auct. non Jongm., Gothan et Darrah, Ищенко, l. c.: 100, табл. VII, фиг. 8—10. — *L. sigillarioides* auct. non Jongm., Gothan et Darrah, Ищенко, l. c. : 100, табл. VII, фиг. 11—12. — *L. hirmeri* auct. non Lutz, Іщенко 1964 : 87, табл. фиг. 10—12. — Zalesskij 1931, Bul. Acad. Sci. URSS, Cl. Sci. mathem. natur. 1 : 587, tab. VII, fig. 6, 6a (indet.)

Синонимы сгруппированы в несколько категорий — истинные синонимы, определения с пометкой sp. и cf., неправильные определения (auct. non); в конце приводятся ссылки на изображения без названий. Все синонимы — к названиям растений, описанных из одного и того же места.

Голотип: обр. 248 в кол. 532 ЦНИГР музея в Ленинграде. Рисунок голотипа опубликован в работе Шмальгаузена, 1984; табл. I, *13*, *14*. Фотографическое изображение голотипа приведено в статье М. Залесского и Ю. Залесского, 1921; табл. II, *1*, *1a*, *1в*.

Описание: растения травянистые, земноводные, с длинными (до 2—3 и более м дл.), ползучими, постепенно приподнимающимися, многократно дихотомически ветвящимися стеблями, густо покрытыми листьями; стебли прото- и сифоностелические, с вторичной ксилемой в базальных частях растений, с воздухоносной внутренней корой. Корни боковые, отходящие с нижней стороны стебля, протостелические. Стробилы одиночные, верхушечные, по-видимому, обоеполые. Листья неопадающие, поникающие по мере старения, отмирающие на стебле, спирально расположенные, низбегающие на стебель, около 1 см дл. и 1 мм шир., простые, линейные, несколько вздутые в основании,

[5] В объяснении к табл V имеется опечатка — вместо фиг. 2 повторно указана фиг. 1.

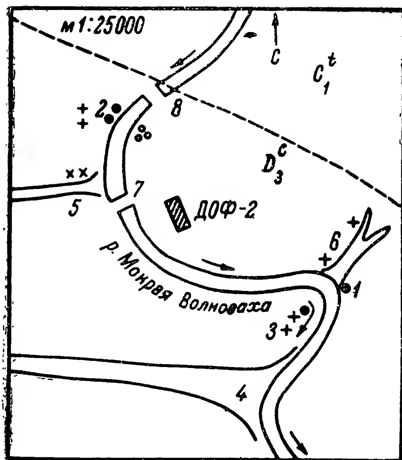


Рис. 2. Схема расположения точек с находками хелении и древесин археоптерисовых в окрестностях ДОФ-2.

1 — предполагаемая точка с флорой И. Ф. Шмальгаузена, *2* — линза с захоронением хелении in situ, *3* — предполагаемое место находок хелении М. Д. и Ю. М. Залесскими, где обнаружены местонахождения хелении и древесин археоптерисовых (выше балки Долгой), *4* — балка Долгая (Рыбья), *5* — балка Виктория—Тарама, *6* — балка Залесского, *7* — новая плотина у ДОФ-2, *8* — мост по дороге от ДОФ-2 к карьерам рудника Дальнего. Кружочки — тополиная роща. Остальные обозначения см. на рис. 1.

постепенно сужающиеся к слегка закругленной верхушке, с одной жилкой, обильно покрытые волосками. Лигула расположена на верхней стороне листа, ниже места его отгиба при отмирании. На отпечатках настоящие листовые подушки отсутствуют, форма ложных листовых подушек и листовых рубцов зависит от степени декортикации образцов в процессе фоссилизации или при сборе материала.

Горизонт, возраст: «серый девон», раздольненская свита (D_3^{rs}); поздний девон, фамен.

Распространение: Донецкая обл., Старобешевский р-н; правый берег р. М. Волновахи, выше по течению от пос. Раздольное, близ ДОФ-2, обнажения от моста через реку по дороге от ДОФ-2 к карьерам рудника Дальнего, до балки Долгой (Рыбьей); левый берег Стыльского водохранилища, по р. М. Волновахе, выше по течению от пос. Стылы, верховья и левый борт балки Елена—Тарама, береговые обнажения ниже по течению от устья этой балки, а также в верховьях левого борта балки, огибающей гору Маф-Хая непосредственно выше по течению.

H. karakubensis является наряду с археоптерисовыми самым распространенным растением «серого девона» (рис. 1, 2). Особого внимания заслуживают 3 захоронения хелении in situ — 2 в балке Елена—Тарама и одно по правому берегу в 0.5 км выше по течению от ДОФ-2. В балке Елена—Тарама имеется 2 таких горизонта. Они располагаются в разрезе вулканогенных отложений один над другим в расстоянии 1 м по левому борту балки и вдоль берегового обрыва в тех же отложениях. Оба горизонта слагаются зелеными и серыми туфоалевролитами, буквально переполненными объемно сохранившимися растениями. Хелении представлены в форме полуокаменелостей с морфологически сохранившимся органическим скелетом, пропитанным микрокристаллическим кремнеземом (халцедоном?) с примесью кальцита (минералогический анализ выполнен Н. И. Новичковой, Донецкий политех-

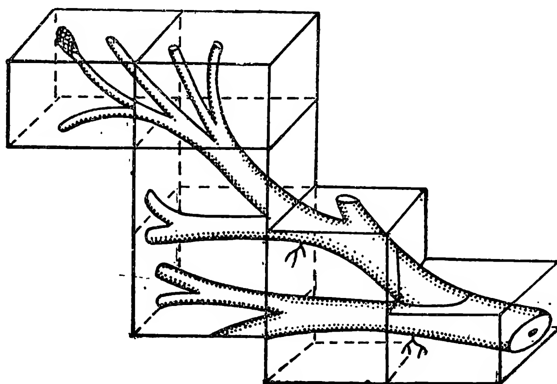


Рис. 3. Схематическое изображение положения растений в породе, расчлененной на блоки по мере выборки из обнажения.

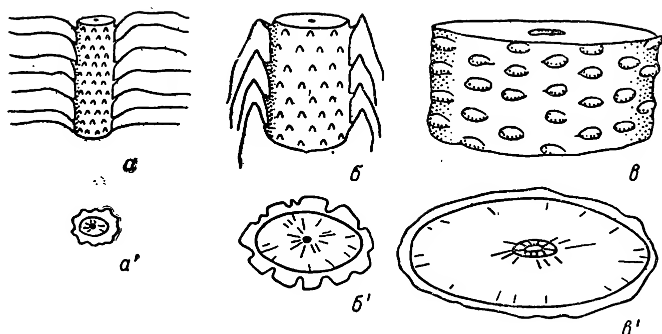


Рис. 4. Схематическое изображение стеблей разных порядков ветвления. Для наглядности показан только один ряд листьев.

а — фрагмент конечного олиственного побега с листьями, распростертыми в плоскости, перпендикулярной стеблю; *а'* — поперечный срез стебля того же побега с протостелой, ×4; *б* — фрагмент побега с отогнутыми вниз листьями; *б'* — поперечный срез стебля того же побега с протостелой и хорошо выраженной воздухоносной корой, ×2; *в* — фрагмент базального стебля; *в'* — поперечный срез того же стебля с вторичной ксилемой, ×1. Условные обозначения: протостела отмечена черным, вторичная ксилема — штриховкой в виде кольца, внутренняя кора — прерывистыми расходящимися линиями.

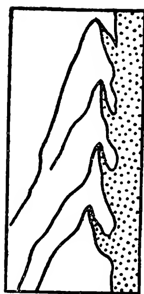


Рис. 5. Схема продольного разреза побега с отогнутыми вниз листьями, ×10.

нический ин-т). Одновременно кора и листья растений представлены в виде отпечатков.

Как показали послойные исследования и препарирование растений непосредственно в обнажении (о методике сбора окаменелых растений см.: Снигиревская, 1985), побеги хелении различных возрастных стадий связаны в осадке друг с другом органически и практически находятся почти в прижизненном пространственном положении (рис. 3). По существу оба захоронения соответствуют остаткам двух популяций хелении. Они представляют собой выразительный пример рекуррентного повторения в разрезе одинаковых растительных ассоциаций, адаптированных к одинаковым условиям среды.

Заросли хелении, погребенные в нижнем горизонте, произрастали в мелком и, по-видимому, слегка заболоченном водоеме и были засыпаны или в результате обильного выпадения вулканического пепла в воду, или размыва пепла, незадолго от того отложившегося на суше, и затем быстрого выноса его в водоем. Спустя определенное время хелении вновь проросли или пришли из смежных местообитаний и поселились на том же месте в связи с восстановлением привычных для них условий. Время отложения метровой пачки вулканогенных осадков между горизонтами и особенно флороносных горизонтов с захороненной in situ хеленией было очень коротким по продолжительности. Повторные заносы зарослей и установление более глубоководного режима водоема на длительное время (если не навсегда) приостановили произрастание в нем хелений.

Судя по спокойному залеганию вулканогенных отложений в балке Елена—Тарама, излияние лавы, образующей гору Маф—Хая, относится к значительно более раннему периоду, а не ко времени формирования толщи пород раздольненской свиты, когда выходы лавы образовывали дно и юго-западный берег мелководного водоема, в условиях которого шло накопление осадков, захоронивших заросли хелении.

Третье захоронение хелении in situ найдено в окрестностях ДОФ-2 в обнажении верхней террасы по правому берегу р. М. Волновахи, против тополиной рощи, находящейся в 0.5 км выше по течению от ДОФ-2 на левом берегу реки ниже моста по дороге к карьерам рудника «Дальнего» (рис. 2). При этом некоторые растения сохранились объемно, обнаруживая специфичное для хелении строение коры, хотя основная масса побегов сильно уплотнена и образует тонкий (около 0.05 м мощности) прослой углистого аргиллита также с характерными для хелении отпечатками коры. Углистый аргиллит залегает в форме тонкой линзы, протяженностью в обнажении около 200 м, и соответствует погребенному болоту, заросшему хеленией. Углистый аргиллит непосредственно

подстилается среднезернистым, неслоистым, ожелезненным, темно-горчичного цвета песчаником (мощностью 0.40 м) с редкими углефицированными обломками древесин. Верхний горизонт углистого аргиллита несет признаки сильного размыва; это позволяет предполагать, что исходная фитомасса на месте болота была более значительной по объему. Он перекрывается пачкой вулканогенных и вулканогенно-осадочных пород с тонким переслаиванием глинистых (с редкими отпечатками листьев археоптерисов) и песчаных осадков. В верхней части этой пачки в песчаниках встречены объемно сохранившиеся щитки панцирных рыб (один из наиболее хорошо сохранившихся образцов передан Ю. И. Федченко, Ворошиловградский государственный педагогический ин-т).

Как уже отмечалось ранее, находки древесин археоптерисовых *Callixylon trifilievii* выше горизонтов с хелениями (т. е. «лепидодендропсисовой флорой южного Донбасса») в балке Елена—Тарама и ниже по течению в береговых обнажениях позволили отнести эти горизонты к верхнему девону (Снигиревская, 1983, 1984а) и рассматривать верхнюю пачку вулканогенных отложений с хеленией в р-не Стылы в пределах раздольненской свиты — D_3^{rs}. Это мнение удалось подкрепить сопоставлением их с разрезами верхнего девона в окрестностях Раздольного, находками в балке Елена—Тарама *Bachasupteris lobata* M. Zalessky выше горизонтов с хелениями, а также богатого захоронения аневрофитовых растений в белом аркозовом песчанике в самых верхах вулканогенно-осадочный толщи выше конгломератов (кстати, быстро выклинивающихся), по которым условно проводится граница между геологическими системами (девоном и карбоном). При этом следует отметить, что однообразие и одинаковая последовательность комплексов растений в разрезах «серого девона» в районах Стылы и Раздольного, а также выявленные на примерах захоронений in situ большие скорости накопления осадков позволяют сделать вывод о том, что формирование заключительной пачки вулканогенных отложений произошло, по-видимому, в очень короткий в геологическом смысле интервал времени.

Представление об облике и условиях обитания хелении сложилось на основании изучения многих сотен образцов. Было прослежено залегание побегов в породе (рис. 3), образцы которой собраны вместе с заключенными в ней растениями (кол. № 1522, хранится в БИН АН СССР). Довольно толстые базальные стебли хелении достигают 8 см в диаметре, а конечные, густо одетые листьями,— всего 3—5 мм. При выборке из обнажения объемно сохранившихся растений наружная часть коры с листьями или их основаниями, как правило, остается на смежных участках породы и нередко утрачивается полностью. Таким образом, «многообразие форм сохранности» объясняется не только возрастными и индивидуальными различиями растений, а также разной степенью повреждения образцов в процессе сбора материала.

Анатомическое исследование хелений показало, что практически у всех растений сохранилось клеточное строение. Олиственные побеги нескольких последних порядков или протостелические (рис. 4, *а*, *а′*; 3, *б*, *б′*), по-видимому, стерильные, или сифоностелические, возможно, фертильные. Степень выраженности короны протостелы не имеет диагностического значения, как предполагал Залесский (Zalesskij, 1931), а зависит от возраста и порядка ветвления. Одна из наиболее распространенных форм, отмеченная в свое время Шмальгаузеном (1894), М Залесским и Ю. Залесским (1921), а также Jongmans (1939), с довольно плотно расположенными ромбическими бугорками, разделенными извилистыми линиями, характеризуется протостелическим строением, как и олиственные побеги 2—3 см в диаметре (рис. 4, *б*, *б′*). Другая, также часто встречающаяся форма, с ложно сигилляриоидным расположением листовых «рубцов» (типа *Helenia undata* M. Zalessky) возникла в результате роста стебля в толщину — она отличается сифоностелическим строением и хорошо развитой вторичной ксилемой (рис. 4, *в*, *в′*).

Во многих веточках хорошо сохранилась кора. Как в стеблях хелении, описанной Залесским под названием *Lepidodendron stylicum* M. Zalessky (Zalesskij, 1931, табл. VIII, *1*), внутренняя кора представлена хорошо выраженной аэренхимой. В старых стеблях с вторичной ксилемой наблюдаются лишь ее обрывки.

При поверхностном просмотре материала листорасположение у молодых стеблей *Helenia*, особенно при частичной декортикации, кажется мутовчатым. Однако это ложное впечатление обязано тесному расположению листьев и нередко усиливается при фотографировании освещением. Например, в статье Lemoigne и Itschenko (1980) на фотографии 1 в табл. 1 боковым освещением подчеркивается спиральное расположение листьев, а на фотографии 2 того же образца — при падении света сверху, т. е. в направлении длинной оси стебля, оно кажется мутовчатым. Случаи ошибочного толкования спирального листорасположения у плауновидных как мутовчатого широко известны в палеоботанической литературе (см., например: Ищенко, 1961; Сенкевич, 1961; В. Ананьев, 1974, и др.).

Листья на ветвях нескольких последних порядков распростерты в плоскости, обычно перпендикулярной стеблю (рис. 4, *а*), и демонстрируют хорошую сохранность. На более старых стеблях они кажутся шиловидными, так как их верхушки, отмирая, отгибаются вниз (рис. 4, в, *5*), а низбегающие на стебель, вздутые в основании базальной части сохраняются на стебле.

Серия тангентальных срезов (шлифов) показывает, что листья хелении были простыми. Поверхность листьев покрыта волосками, как у циклостигмы, причем наиболее обильными по краю листовой пластинки. Лигульная ямка отсутствует. Как у *Leclercqia* (Grierson, Bonamo, 1979), *Takhtajanodoxa* (Снигиревская, 1980а, б), а также современных селагинеллевых и изоетовых, лигула сидит на верхней поверхности листа в некотором расстоянии от его основания. Очевидно, в таком случае нет оснований ожидать каких-либо признаков лигулы на отпечатках. Создается впечатление, что она расположена несколько ниже того места, где лист отгибается вниз при отмирании. Местоположение лигулы Lemoigne и Itschenko (1980, табл. I, *4*) продемонстрировали в сканирующем электронном микроскопе на листьях хелении, описанной под названием *Colpodexylon* (?) *schopfii*.

Положение лигулы на верхней стороне листа выше его основания у обоих современных лигульных родов и тахтаджянодоксы коррелирует с развитием глоссоподия — сложноустроенного образования, морфологически являющегося непосредственным продолжением лигулы в тканях листа. Вполне вероятно, что вздутие в основании листьев, хорошо заметное на сколах образцов окаменелых побегов хелении (Jongmans, 1939, табл. VII, *3 с*, табл. IX, *7 в*) и на срезах (рис. 5), связано с наличием глоссоподия. Это вздутие, имеющее вид бугорка на отпечатках коры хелении и некоторых других родов плауновидных и обычно именуемое дополнительной подушечкой, по его местоположению вполне соответствует глоссоподию. С этой точки зрения было бы очень важным изучить *Leclercqia*. Выше уже отмечалось, что у хелении, как у всех других плауновидных с неопадающей листвой (Dansé-Corsin, 1958), нет настоящих листовых подушек и, как в свое время показал Jongmans (1939), отсутствуют парихны.

Обращает на себя внимание факт тесной корреляции между травянистым габитусом лигульных плауновидных с развитием у них неопадающей листвы, положением лигулы на верхней поверхности листа, а также развитием глоссоподия и отсутствием парихн. Напротив, для древовидных лигульных плауновидных характерны развитие парихн, сбрасывание листвы, положение лигулы в пазухе опадающего листа в камере остающейся на стебле листовой подушки, развитие у подошвы лигулы, вместо глоссоподия, пучка коротких трахеид, непосредственно связанных с листовым следом (Снигиревская, 1964, табл. IV, *4*, *5*). Для каждой из двух жизненных форм, параллельно существовавших начиная со среднего девона (наряду с безлигульными плауновидными), характерны свои решения морфофункциональной организации выделительной и дыхательной систем, являющиеся ярким примером коадаптации.

По анатомическому строению коры, проводящей системы, а также по общей морфологии побега и наличию лигулы к *H. karakubensis* очень близок *Lepidodendropsis kazachstanica* Senkevitsch (Сенкевич, 1961), анатомически изученный А. Л. Юриной и I. Lemoigne (Юрина, 1969; Iurina, Lemoigne, 1975). Этот вид не укладывается в рамки рода *Lepidodendropsis* и вполне отвечает содержанию рода *Helenia*.

Helenia kazachstanica (Senkevitsch) Snig. comb. nov. — *Lepidodendropsis kazachstanica* Senkevitsch 1961, Матер. по геол. и полезн. иск. Казахстана 1 : 183, табл. XXXII, фиг. 1а, б; другие образцы, изображенные на фиг. 2—4б и отмеченные Сенкевич также как голотипы, ими не являются, а могут рассматриваться как синтипы.

Голотип: обр. 3229 в кол. № 2 Южно-Казахстанского геологического управления. Собран в Центральном Казахстане, Каркаралинском р-не, южнее зимовок колхоза Енбек.

Возраст: средний девон, живетский ярус.

Свойственная хелении травянистая жизеннная форма с мощным, в несколько метров длины, ползучим и постепенно приподнимающимся стеблем возникла у плауновидных в среднем девоне и неоднократно встречается как у многих вымерших, так и доживших до наших дней представителей этой древней группы. Однако в ходе длительной геологической истории (более 300 млн лет) растения постепенно уменьшались в размерах, претерпевали модификацию форма и величина листьев, характер расположения спорофиллов, а также со временем была полностью утрачена способность растений к вторичному росту. Будучи широко распространенным во флорах среднего—верхнего девона и, возможно, раннего карбона, род *Helenia* является одним из важных звеньев в эволюции травянистых плауновидных.

Автор благодарит С. К. Черепанова и С. Г. Жилина за советы при написании номенклатурного раздела статьи.

ЛИТЕРАТУРА

Айзенверг Д. Е., Лагутин П. К. Стратиграфия девонских отложений Донецкого бассейна. — В кн.: Очерки по геологии Кузнецкого и Донецкого бассейнов. Л.: Недра, 1970, с. 419—434. — *Ананьев А. Р.* Важнейшие местонахождения девонских флор в Саяно-Алтайской горной области. Томск: Изд-во Том. ун-та, 1959. 600 с. — *Ананьев В. А.* О систематическом положении *Lepidodendropsis hirmeri* Lutz. — Матер. I конф. молодых ученых, 1974, вып. 2, с. 98—100. — *Геологические* памятники Украины. Справочник-путеводитель. Киев: Наук. думка, 1985. 154 с. — *Залесский М. Д.* Новые нижнекаменноугольные растения с Восточного склона Урала. — Изв. АН СССР. Отд. физ.-мат. наук. Сер. 7, 1930, № 3, с. 223—227. — *Залесский М. Д., Залесский Ю. М.* Строение ветки *Lepidodendron caracubense* Schmalhausen. — В кн.: Ежегодн. Рус. палеонтол. об-ва. Т. 3. 1921, с. 11—18. — *Залесский Ю.* По поводу приготовляемой к печати статьи М. Д. Залесского и Ю. М. Залесского: Строение ветки *Lepidodendron caracubense* Schmalh. — В кн.: Ежегодн. Рус. палеонтол. об-ва. Т. 2. 1918, с. 90—91. — *Ищенко Т. А.* Лепидодендропсисовая флора южной окраины Донецкого бассейна. — Палеонтол. журн., 1961, № 3, с. 98—102. — *Іщенко Т. А.* Про вік базальних горизонтів карбону півдня Донбасу за даними викопної флори. — Геол. журн., 1964, т. 24, вип. 6, с. 87—90. — *Ищенко Т. А.* Девонская флора Большого Донбасса. Киев: Наук. думка, 1965. 88 с. — *Ищенко Т. А. Tirasophyton* — новый род растений из раннего девона Подолии. — Палеонтол. журн., 1974, № 1, с. 112—116. — *Петросян Н. М.* Новые данные к палеоботанической характеристике тубинской свиты Минусинской котловины. — Информ. сб. ВСЕГЕИ, 1959, № 10, с. 93—102. — *Радченко Г. П.* Морфолого-анатомические особенности некоторых раннекаменноугольных растительных типов Кузнецкой провинции. — В кн.: Памяти А. Н. Криштофовича. Л.: Изд-во АН СССР, 1957, с. 33—54. — *Сенкевич М. А.* Описание флоры девона Казахстана. — Матер. по геол. и полезн. ископ. Казахстана, 1961, вып. 1, с. 115—211. — *Сенкевич М. А.* Стратиграфическое значение плауновидных девона. — Тр. Ин-та геол. и геофиз. СО АН СССР, 1982, № 483, с. 84—90. — *Сенкевич М. А.* Девонские лигульные лепидофиты. — Палеонтол. журн., 1984, № 3, с. 112—119. — *Снигиревская Н. С.* Анатомическое изучение растительных остатков из угольных пачек Донбасса. Семейство *Lepidodendraceae* — Тр. БИН АН СССР. Сер. 7, Палеоботаника, 1964, вып. 5, с. 6—37. — *Снигиревская Н. С. Takhtajanodoxa* Snig. — новое звено в эволюции плауновидных. — В кн.: Систематика и эволюция высших растений. Л.: Наука, 1980, с. 45—53. — *Снигиревская Н. С.* Побег *Archaeopteris archetypus* с сохранившейся анатомической структурой. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 9, с. 1237—1243. — *Снигиревская Н. С.* Первая находка корневых систем археоптерисовых в органической связи со стволами в верхнем девоне южного Донбасса. — В кн.: Тез. докл. VII Делегат. съезда ВБО. Донецк, 1983. Л.: Наука, 1983, с. 61—62. — *Снигиревская Н. С.* Корневые системы археоптерисовых в верхнем девоне Донбасса. — В кн.: Ежегодн. Всесоюз. палеонтол. об-ва. Т. 27. Л.: Наука, 1984а, с. 28—38. — *Снигиревская Н. С.* К методике коллекционирования ископаемых древесин в связи с проблемой реконструкции археоптерисовых. — Бот. журн., 1984б, т. 69, № 5, с. 707—710. — *Снигиревская Н. С.* Поздний девон — время возникновения лесов как природного явления. — В кн.: Тез. докл. 31-й сессии Всесоюз. палеонт. об-ва. Л.: Наука, 1985, с. 72—73. — *Флора* СССР. Алфавитные указатели к т. 1—30. М.; Л.: Наука, 1964. 262 с. — *Шмальгаузен И. Ф.* О девонских растениях Донецкого каменноугольного бассейна. — Тр. Геол. ком., 1894, т. 8, № 3, с. 1—36. — *Юрина А. Л.* Девонская флора Центрального Казахстана. — В кн.: Матер. по геол. Центр. Казахстана. Т. 8. М.: Изд-во МГУ, 1969, с. 1—143. — *Banks H. P., Bonamo P. M., Grier-*

son J. D. Leclercqia complexa gen. et sp. nov., a new Lycopod from the late Middle Devonian of Eastern New York. — Rev. Palaeobot., Palynol., 1972, vol. 14, p. 19—40. — *Chaloner W. G., Sheerin A.* Devonian macrofloras. — Spec. Pap. Palaeont., 1979, N 23, p. 145—161. — *Dansé-Corsin P.* Précision ou sujet des genres *Sublepidodendron* (Nathorst) Hirmer et *Lepidodendropsis* Lutz. — Compte rend. Acad. sci. Paris, 1958, t. 247, N 13, p. 950—952. — *Draft* index of author abbreviations compiled at the Herbarium Royal Botanic Gardens, Kew. London: Her Majesty's stationary office, 1980. 249 p. — *Grierson J. D., Bonamo P. M. Leclercqia complexa*: earliest ligulate Lycopod (Middle Devonian). — Amer. J. Bot. vol. 66, N 4, p. 474—476. — *Iurina A., Lemoigne I.* I. Anatomical characters of the axes of arborescent lepidophytes of the Devonian, referred to *Lepidodendropsis kazachstanica* Senkevitsch, 1961. — Palaeontographica, 1975, Bd. 150, Hf 5—6, S. 162—168. — *Jongmans W. J.* Die Kohlenbecken des Karbon und Perms in USSR und Ost Asien. — Jaarsverslag geol. Bur. Mijngebied Heerlen (1934—1937), 1939, S. 15—192. — *Jongmans W. J.* Carboniferous flora of Peru. — Bul. Brit. Museum (Nat. Hist), Geol., 1954, vol. 2, N 5, p. 191—223. — *Jongmans W. J., Gothan W., Darrah W. G.* Allgemeines über die Pocono-Schichten aus Pennsylvania und Virginia. — In: Compt. rend. 2 Congr. stratigr. Carb. Heerlen, 1935. T. 2. 1937, p. 423—444. — *Jongmans W. J., Koopmans R. G.* Contribution to the flora of the Carboniferous of Egypt. — Med. geol. Bur. Mijngebied Maastricht (1938—1939), 1939, p. 223—229. — *Lemoigne I., Itschenko T.* Deux Lycophytes avec structures conservées du Dévonien supérieur d'Ukraine (URSS). — Géobios Lyon, 1980, N 13, p. 671—681. — *Lemoigne I., Iurina A., Snigirevskaya N.* Révision du genre *Callixylon* Zalessky 1911 (*Archaeopteris*) du Dévonien. — Palaeontographica, 1983, Abt. B, Bd 186, Lfg 4—6, S. 81—120. — *Lutz I.* Zur Kulmflora von Geigen bei Hof. — Palaeontographica, 1933, Abt. B, Bd 78, Lfg 4—6, S. 115—157. — *Schweitzer H.-J.* Oberdevon-Flora der Bäreninsel. 2. *Lycopodiinae*. — Palaeontographica, 1969, Abt. B, Bd 126, Lfg 4—6, S. 101—137. — *Sze H. C.* On some specimens of *Lepidodendropsis hirmeri* Lutz from the Wutung series of Kiangsu. — Acta Scientia sinica, 1956, vol. 5, N 1, p. 137—143. — *Zalessky M.* Communication preliminaire. Sur un nouveaux *Dadoxylon* á fascieaux de bois primaire autour de la moelle provenant Dévonien surérieur Bassin du Donetz. — Bul. Acad. Imp. Sci. de St.—Petersbourg. Cl. Sci. Phys.-Mathem., 1909, N 3, p. 1175—1178. — *Zalesskij M.* (*Zalessky M.*). Végétaux nouveaux du Devonien supérieur du Bassin du Donetz. — Bul. Acad. Sci. URSS. Cl. Sci. mathem. et natur., 1931, N 1, p. 557—588. — *Zalesskij M.* (*Zalessky M.*), H. Čirkova (*Tchirkova H.*). Observations sur deux végétaux nouveaux du Dévonien supérieur du Bassin du Donetz. — Bul. Acad. Sci. URSS. Cl. Sci. phys.-mathem., 1930, N 10, p. 1009—1016.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 11 XII 1986.

SUMMARY

The history of description and interpretation of the so-called «lepidodendropsis flora» of the southern part of the Donets Basin is given. This flora is represented only by the single species with its priority name *Helenia karakubensis* (Schmalh.) Snig. comb. nov. The description of the species and the list of its synonyms are given. Based on the findings of archaeopterious and aneurophyts above horizons with *Helenia* it is suggested to date the tufogenic strata with the former as the Late Devonian.

УДК 582.992

А. А. Колаковский

СИСТЕМА СЕМЕЙСТВА *CAMPANULACEAE* СТАРОГО СВЕТА

A. A. KOLAKOVSKY. SYSTEM OF THE *CAMPANULACEAE* FAMILY FROM THE OLD WORLD

Проведенное карпологическое изучение почти всех родов сем. *Campanulaceae* в сопоставлении с остальными морфологическими признаками, а также с их жизненными формами и экологией позволило выделить в этом семействе 2 новых подсемейства с южными ареалами — *Prismatocarpoideae* (крышечные) и *Canarinoideae* (ягодообразные). Уточнен также объем подсемейств *Wahlenbergioideae* (безаксикорновые) и *Campanuloideae* (аксикорновые). В пределах этих подсемейств выделены 18 триб, из которых 11 новые. Установлена важная закономерность в географическом распространении указанных подсемейств, по которой Средиземногорная область в пределах Евразии оказалась взаимно перекрытой южной периферийной зоной ареала подсем. *Campanuloideae* и северной — подсем. *Wahlenbergioideae*. Таким образом, эта область наложения ареалов оказалась основной ареной эволюции и сохранения анцестральных и более молодых типов указанных подсемейств.

Предлагаемая новая система семейства колокольчиковых является результатом третьего, конечного этапа исследований, из которых первый посвящен уточнению терминологии плодов и составлению новой карпологической классификации, охватывающей 50 % родов семейства, второй — составлению более полной карпологической классификации, включающей примерно 90 % родов (Колаковский, 1985, 1986). И наконец, последний — предлагаемая система колокольчиковых с установлением закономерностей географического распространения родов.

Карпологические признаки, как известно, еще со времен К. Линнея и до настоящего времени остаются руководящими в систематике покрытосеменных растений и в частности колокольчиковых. Известный палеокарполог П. И. Дорофеев (1979), отмечая положение Линнея о том, что «родов растений столько, сколько типов плодоношений», пишет, что семена и плоды каждого рода характеризуются массой отличительных признаков.

Данные по карпологии колокольчиковых, широко использованные еще De Candolle (1830), положены в основу их систематики и в более поздних монографиях (Schönland, 1889; Федоров, 1957; Tutin et al., 1965; Thulin, 1975; Damboldt, 1978).

В результате наших исследований внутренних структур плодов колокольчиковых (Колаковский, 1985, 1986) удалось выявить около 50 карпологических типов, объединяемых примерно в 20 группах. Все они подразделены на 2 крупные категории типов по признаку наличия или отсутствия специализированного органа — аксикорна.

При этом оказалось, что некоторые карпологические группы, представленные отдельными ветвями эволюции колокольчиковых, отличаются друг от друга не только по своей морфологии, но также по географическому распространению и, конечно, по времени происхождения.

Весьма четко в этом отношении оказались обособленными колокольчиковые крышечного карпологического типа, которые к тому же представлены растениями с особым комплексом морфологических признаков типа вересковых и с узкой географической локализацией — на юге Африки. Все это обусловило необходимость рассматривать их в рамках отдельного подсем. *Prismatocarpoideae*.

Аналогичную картину мы наблюдаем у колокольчиковых карпологического типа ягодообразных, представленных лиановидными травами с супротивными или тройчатыми листьями (Hedberg, 1961; Тахтаджян, 1966, 1981). Все они

и географически также изолированы и свойственны в основном тропическим и субтропическим областям с повышенной влажностью. Одна их группа характерна для гор Восточной Африки и Канарских островов (Hedberg, 1961), другая — для юго-восточной части Азии, от Гималаев, Японии до северной оконечности Малайи (Шулькина, 1978).

Весь комплекс морфологических признаков и географического распространения обусловил также необходимость выделения данной группы ягодообразных типов в особое подсем. — *Canarinoideae.*

Для нас остается еще неясным положение также ягодообразных колокольчиковых, относимых к сем. *Pentaphragmataceae.*

Таким образом, все остальные колокольчиковые с плодами типа коробочек, но весьма различного строения оказались размещенными в подсем. *Wahlenbergioideae* (безаксикорновых) и подсем. *Campanuloideae* (аксикорновых). Все они отличаются необычайно различным строением коробочек, что несомненно отражает также и значительное разнообразие путей их развития, при котором в настоящее время сохранились как древние типы архаичных структур у подсем. *Wahlenbergioideae* в родах *Ostrowskia*, *Musschia*, *Gadellia*, *Annaea*, *Echinocodon* и других родов, так, по-видимому, и более продвинутых, обычно с широкими ареалами, в особенности у подсем. *Campanuloideae.*

В настоящей статье мы не можем рассматривать все сведения по эволюционной значимости пыльцы и семян, а также чисел хромосом и приводим лишь некоторые данные по жизненным формам колокольчиковых, которые представляются ценными для выяснения ряда таксономических категорий.

При изучении географического распространения представителей подсем. *Wahlenbergioideae* (Schönland, 1889; Thulin, 1975) (безаксикорновых) и подсем. *Campanuloideae* (аксикорновых) колокольчиковых выявилась общая закономерность, которая в основных чертах может быть выражена в следующем: аксикорновые колокольчиковые совершенно отсутствуют в Южном полушарии и центром их развития является Средиземногорная область. От этой области наблюдаются немногочисленные иррадиации как на север в Бореальную область, так и на юг — в Средиземноморскую, и только в крайних случаях эти типы колокольчиковых мы находим в более южных районах — до 15—20° с. ш.

В пределах Средиземногорной области в подсем. *Campanuloideae* мы насчитываем до 20 по преимуществу моно- и олигодоминантных родов, объединяемых в 9 триб. В их составе преобладают петрофильные типы, связанные в основном со скальными экотопами лесного и альпийского поясов.

Другой, не менее важной закономерностью является то, что в подсем. *Wahlenbergioideae* все представители его 9 триб сосредоточены также в Средиземногорной области и только представители трибы *Wahlenbergieae*, не проявляющие заметной карпологической вариабельности, широко распространены в Южном полушарии, заходя на север примерно до 60° с. ш.

Как Средиземногорная, так и Макаронезийская области находятся в пределах Евразии, южная зона ареала подсем. *Campanuloideae* и северная — подсем. *Wahlenbergioideae* взаимно перекрываются.

Таким образом, как выяснилось на основании изучения карпологии колокольчиковых, оба эти подсемейства являются несомненными производными Средиземногорной области с ее разнообразными экологическими нишами, частично сохранившими свои черты и до настоящего времени.

Многообразие экологической обстановки и обеспеченность сохранения в горных условиях реликтовых форм обусловили возможность широкого развития обоих подсемейств в данной области, где процесс эволюции покрытосеменных в значительной степени шел в направлении лито- и ореофлорогенеза.

Система колокольчиковых

Сем. *Campanulaceae* Juss. s. str.

(Не включая семейств *Cyphiaceae*, *Lobeliaceae*, *Pentaphragmataceae*, *Sphenocleaceae*, а также родов *Rhigiophyllum* Hochst. и *Syphocodon* Turcz. с тычинками, прикрепленными в трубке венчика).

Тип семейства: *Campanula* L.

Подсемейство I. **Prismatocarpoideae Kolak. subfam. nov.**

Corolla campanulata vel anguste tubulosa, limbo 5-lobulato. Ovarium inferum (1) 2—3-loculare. Capsula operculo (typus carpologicus opercularis) vel praetera fissuris longitudinaliter dehiscens. Herbae vel suffruticuli, foliis saepe angustis, subuliformibus, ericoideis.

Typus subfamiliae: *Prismatocarpus* L'Hér.

Венчик колокольчатый или узкотрубчатый, с 5 долями отгиба. Завязь нижняя, (1) 2—3-гнездная. Коробочка открывается крышечкой (крышечный карпологический тип) или, кроме того, растрескивающаяся продольно. Травы или полукустарнички, часто с узкими листьями верескового типа.

Тип подсемейства: *Prismatocarpus* L'Hér.

Роды: *Craterocapsa* Hillard et Burtt., *Prismatocarpus* L'Hér., *Roella* L., *Treichelia* Vatke.

Ареал. Все роды подсемейства являются эндемиками Южной Африки.

Подсемейство II. **Canarinoideae Kolak. subfam. nov.**

Corolla campanulata, (4) 5—7-lobata. Ovarium inferum, 4—7-loculare. Bacca polysperma (typus carpologicus baccatus). Herbae perennes, lianoideae, radicibus incrassatis et foliis oppositis vel ternatis.

Typus subfamiliae: *Canarina* L.

Венчик колокольчатый. (4)5—7-лопастный. Завязь нижняя, 4—7-гнездная. Ягода многосеменная (карпологический тип ягодообразный). Лиановидные травы с утолщенными корнями и супротивными или тройчатыми листьями.

Тип подсемейства: *Canarina* L.

Роды: *Campanumoea* Blume, *Canarina* L.

Ареал. Дизъюнктивный — Восточная Африка, Канарские острова, Гималаи, северо-восток Японии и северная оконечность Малайи.

Подсемейство III. **Wahlenbergioideae (Endl.) Kolak. comb. nov.** — Trib. *Wahlenbergieae* Endl. 1838, Gen. Pl. : 513.

Calycis limbus 5(9), rarius 3—4 dentatus, sinibus exappendiculatis. Corolla campanulata, infundibuliformis, tubulosa vel rotata, raro fere usque ad basin dissecta. Ovarium inferum, semiinferum vel superum, 3—5 (9)-loculare. Capsula axicornibus destituta in tribu Wahlenbergieae valvis apice ad partem superiorem columellae dehiscentibus, in ceteris varie dehiscens. Herbae, rarius suffruticuli.

Typus subfamiliae: *Wahlenbergia* Schrad. ex Roth.

Чашечка с 5 (9), реже 3—4 зубцами, без придатков между ними. Венчик колокольчатый, ворончатый, трубчатый или колесовидный, реже рассеченный почти до основания. Завязь нижняя, полунижняя, реже верхняя, 3—5 (9)-гнездная. Коробочки безаксикорновые с различно устроенными типами раскрывания. Травы, реже полукустарнички.

Тип подсемейства: *Wahlenbergia* Schrad. ex Roth.

Роды: *Azorina* Feer, *Berenice* Tul., *Cephalostigma* A. DC., *Codonopsis* Wall., *Cervicina* Delile, *Cyananthus* Wall., *Echinocodon* Kolak., *Heterochaenia* A. DC., *Jasione* L., *Leptocodon* Hook. fil. et Thoms., *Microcodon* A. DC., *Muschia* Dumort., *Platycodon* A. DC., *Theilera* Phil., *Wahlenbergia* Schrad. (=*Lightfootia* L'Hér.).

Ареал. Представители подсемейства широко распространены в тропиках и субтропиках Южного полушария, заходят в Средиземногорную и Бореальную области (охваченные влиянием Гольфстрима).

Триба 1. *Wahlenbergieae* Endl. descr. emend.

Calycis limbus persistens, sinibus exappendiculatis. Capsula axicornibus destituta, valvis apice divergentibus. Receptaculum planum.

Typus tribus: *Wahlenbergia* Schrad. ex Roth.

Чашечка остающаяся, между зубцами без придатков. Коробочки безаксикорновые, с расходящимися верхушками створок. Цветоложе плоское.

Тип трибы: *Wahlenbergia* Schrad. ex Roth.

Роды: мелкоплодные роды тропиков и субтропиков Южного полушария, редко заходящие на север — *Berenice* Tul., *Cephalostigma* A. DC., *Cervicina* Delile, *Heterochaenia* A. DC., *Jasione* L., *Microcodon* A. DC., *Theilera* Phil.,

Wahlenbergia Schrad. ex Roth. (=*Lightfootia* L'Hér.); крупноплодные — только роды восточной части Средиземногорной области — *Codonopsis* Wall., *Leptocodon* Hook. fil. et Thoms., *Platycodon* A. DC.

Триба 2. **Azorineae Kolak. trib. nov.**

Calycis limbus persistens, sinibus exappendiculatis. Capsula axicornibus destituta, fissuris autonomis dehiscens. Receptaculum planum, latum. Arbusculae.

Typus tribus: *Azorina* Feer.

Зубцы чашечки остающиеся, придатков между ними нет. Коробочки безаксикорновые (карпологический тип автономно-щелевой). Цветоложе широкое, плоское. Деревца.

Тип трибы: *Azorina* Feer.

Монотипная триба, эндемичная для Азорских островов.

Триба 3. **Musschieae Kolak. trib. nov.**

Calycis limbus persistens, sinibus exappendiculatis. Capsula axicornibus destituta. Typus carpologicus minute fissuralis. Suffrutices.

Typus tribus: *Musschia* Dumort.

Зубцы чашечки остающиеся, без придатков между ними. Коробочки безаксикорновые (карпологический тип мелкотрещинный). Полукустарники.

Тип трибы: *Musschia* Dumort.

Монотипная триба, эндемичная для о. Мадейры.

Триба 4. **Echinocodoneae Kolak. trib. nov.**

Calycis limbus persistens, sinibus exappendiculatis. Capsula axicornibus destituta, fissura transversa dehiscens. Typus carpologicus transversaliter fissuralis. Herbae altae.

Typus tribus: *Echinocodon* Kolak.

Зубцы чашечки остающиеся, без придатков между ними. Коробочки безаксикорновые, с толстыми скелетными жилками, раскрывающиеся поперечной трещиной (карпологический тип поперечно-трещинный). Высокорослые травы.

Тип трибы: *Echinocodon* Kolak.

Монотипная триба, эндемичная для Португалии.

Триба 5. **Annaea Kolak. trib. nov.**

Calycis limbus persistens, sinibus exappendiculatis. Capsula axicornibus destituta, nervis crassis. Typus carpologicus fissurali-valvaris. Herbae polycarpicae.

Typus tribus: *Annaea* Kolak.

Зубцы чашечки остающиеся, без придатков между ними. Коробочки безаксикорновые, с толстыми жилками (карпологический тип створчато-щелевой). Поликарпические травы.

Тип трибы: *Annaea* Kolak.

Роды: *Annaea* Kolak., *Pseudocampanula* Kolak.

Эндемики Колхиды.

Триба 6. **Muehlbergelleae Kolak. trib. nov.**

Calycis limbus caducus, sinibus exappendiculatis. Capsula axicornibus destituta, valvis totis dehiscens. Typus carpologicus valvari-ruptilis. Herbae perennes, minutae.

Typus tribus: *Muehlbergella* Feer.

Зубцы чашечки опадающие, без придатков между ними. Коробочки безаксикорновые, створчато-разламывающиеся сверху донизу (карпологический тип створчато-разламывающийся). Мелкие многолетние травы.

Тип трибы: *Muehlbergella* Feer.

Триба монотипная, эндемичная для Дагестана.

Триба 7. **Theodorovieae Kolak. trib. nov.**

Calycis limbus caducus, sinibus minute appendiculatis. Capsula axicornibus destituta. Typus carpologicus gamostylo-valvaris. Suffruticuli.

Typus tribus: *Theodorovia* Kolak.

Зубцы чашечки с мелкими придатками между ними, опадающие. Коробочки безаксикорновые (карпологический тип сростностолбиково-створчатый). Полукустарнички.

Тип трибы: *Theodorovia* Kolak.

Монотипная триба, эндемичная для Южного Закавказья.

Триба 8. **Gadellieae Kolak. trib. nov.**

Calycis limbus persistens, sinibus exappendiculatis. Capsula axicornibus destituta. Typus carpologicus autonomo-poralis. Herbae altae.

Typus tribus: *Gagellia* Schulkina.

Зубцы чашечки без придатков между ними, остающиеся. Коробочки безаксикорновые (карпологический тип автономно-поровый). Высокие травы.

Тип трибы: *Gadellia* Schulkina.

Монотипная триба, эндемичная для Кавказа.

Триба 9. *Ostrowskieae* Fed.

Calycis limbus 5—9-partitus, persistens, crasse nervosus, sinibus exappendiculatis. Capsula axicornibus destituta. Typus carpologicus magni-fenestralis. Folia verticillata. Herbae perennes radicibus tuberiformiter incrassatis.

Typus tribus: *Ostrowskia* Regel.

Чашечка с очень толстыми 5—9 жилками, зубцы ее без придатков между ними, остающиеся. Коробочки безаксикорновые (карпологический тип крупнооконцевый). Многолетние травы с мутовчатыми листьями и клубневидно утолщенными корнями.

Тип трибы: *Ostrowskia* Regel.

Монотипная триба, эндемичная для Высокой Азии.

Подсемейство IV. *Campanuloideae* descr. emend.

Calycis limbus pentamerus, raro 8—10-dentatus, dentibus persistentibus integerrimis, dentatis vel pinnatilobatis, sinibus saepe appendiculatis vel exappendiculatis. Corolla 5-rarius, 4, 8—10-mera, campanulata, infundibuliformis vel rotata, interdum usque ad basin dissecta, lobis liberis vel rarius in parte superiore connatis. Ovarium (2) 3—5, raro 8—10-loculare, inferum vel semiinferum. Capsula axicornibus apicalibus, raro medialibus vel basalibus dehiscens. Typus carpologicus varius. Herbae vel rarius suffruticuli.

Typus subfamiliae: *Campanula* L.

Чашечка обычно 5-членная, реже 8—10-зубчатая, часто с придатками между зубцами или без них, зубцы остающиеся, цельнокрайные, зубчатые или перисто-лопастные. Венчик колокольчатый, ворончатый или колесовидный, рассеченный в разной степени, иногда до основания, реже со сросшимися концами лепестков отгиба, обычно 5-членный, редко 4, 8—10-членный. Завязь (2) 3—5, редко 8—10-гнездная, нижняя, изредка полунижняя, почти полунижняя. Коробочки аксикорновые, аксикорны апикальные, реже медиальные или базальные, образующие различные типы раскрывания: аксикорново-щелевые, дырчатые, клапанные, цветоложеразрывные, мешковидно-впяченные. Многолетние или однолетние травы, реже полукустарнички.

Тип подсемейства: *Campanula* L.

Роды: *Adenophora* Fisch., *Astrocodon* Fed., *Campanula* L., *Cryptocodon* Fed., *Edraianthus* A. DC., *Hemisphaera* Kolak., *Hyssaria* Kolak., *Megalocalyx* (Damb.) Kolak., *Michauxia* L'Hér., *Mzymtella* Kolak., *Neocodon* Kolak. et Serd., *Peracarpa* Hook. fil. et Thoms., *Phyteuma* L., *Roucella* Dumort., *Sergia* Fed., *Sicyocodon* Feer, *Sachokiella* Kolak., *Symphyandra* A. DC. s. str., *Trachelium* L.

Ареал. Северное полушарие и особенно в Средиземногорной области.

Триба 1. *Campanuleae*.

Corolla pentamera, campanulata, infundibuliformis vel rarius rotata. Raceptaculum planum, hemisphaericum vel infundibuliforme. Capsula fissuris axicornibus basalibus rarius medialibus dehiscens. Typus carpologicus axicorno-fissuralis vel perforatus. Herbae polycarpicae, raro monocarpicae.

Typus tribus: *Campanula* L.

Венчик 5-мерный, колокольчатый, ворончатый, реже колесовидный. Цветоложе плоское, возвышенное или углубленно-ворончатое. Коробочки аксикорновые, аксикорны апикальные, реже медиальные, образующие аксикорново-щелевые типы раскрывания. Поликарпические, редко монокарпические травы.

Тип трибы: *Campanula* L.

Роды: *Adenophora* Fisch., *Astrocodon* Fed., *Campanula* L., *Hemisphaera* Kolak., *Megalocalyx* (Damb.) Kolak., *Roucela* Dumort., *Sicyocodon* Feer, *Symphyandra* A. DC. s. str., *Trachelium* L.

А р е а л. Во всем Северном полушарии, особенно богата в Средиземногорной области.

Триба 2. *Phyteumateae* Fed. p. p.

Corolla fere usque ad basin quadri-quinquefida, lobis liberis vel in parte superiore connatis. Capsula axicornuta, 2—3-locularis, Typus carpologicus axicorno-fissuralis vel perforatus. Herbae polycarpicae.

T y p u s tribus: *Phyteuma* L.

Венчик рассеченный почти до основания, с соединяющимися или частично свободными верхушками долей, 4—5-членный. Коробочка аксикорновая, 2—3-гнездная, аксикорново-щелевого или дырчатого карпологического типа. Поликарпические травы.

Т и п трибы: *Phyteuma* L.

Триба монотипная.

Распространена в Европейской подобласти Средиземногорной области, заходит в Бореальную.

Триба 3. *Peracarpeae* Fed. descr. emend.

Calycis limbus persistens, sinibus exappendiculatis. Capsula tenuiter membranacea, fere pellucida. Typus carpologicus axicorno-fissuralis. Herbae perennes, repentes.

T y p u s tribus: *Peracarpa* Hook. fil. et Thoms.

Чашечка остающаяся, без придатков между зубцами. Коробочка тонкоперепончатая, почти прозрачная, аксикорново-щелевого карпологического типа. Многолетние ползучие травы.

Т и п трибы: *Peracarpa* Hook. fil. et Thoms.

Монотипная триба из двух видов, распространенных от Камчатки до Японии, заходящих в Китай, Гималаи.

Триба 4. **Sergieae Kolak. trib. nov.**

Calycis limbus 5-dentatus, persistens, sinibus exappendiculatis. Raceptaculum anguste infundibuliforme. Capsula axicornuta. Typus carpologicus perforatus. Herbae perennes polycarpicae.

T y p u s tribus: *Sergia* Fed.

Чашечка с 5 крупными остающимися зубцами, без придатков между ними. Цветоложе воронкчатое, узкое. Коробочки аксикорновые, карпологический тип дырчатый. Многолетние поликарпические травы.

Т и п трибы: *Sergia* Fed.

Р о д ы: *Cryptocodon* Fed., *Hyssaria* Kolak., *Sergia* Fed.

А р е а л. Высокая Азия.

Триба 5. *Michauxieae* Fed. descr. emend.

Calycis limbus 8—10-partitus, persistens, sinibus appendiculatis. Corolla fere usque ad basin dissecta. Capsula 8—10-locularis, axicornuta, columella crassissima. Typus carpologicus perforatus. Herbae perennes monocarpicae.

T y p u s tribus: *Michauxia* L'Her.

Зубцы чашечки с придатками, остающиеся. Венчик рассеченный почти до основания, 8—10-членный. Коробочки 8—10-гнездные, аксикорновые, с очень толстой колонкой, дырочного карпологического типа. Монокарпические многолетние травы.

Т и п трибы: *Michauxia* L'Her.

Монотипная триба.

Олиготипный род.

Ареал этой трибы от северной части Аравийского п-ова до Южного Закавказья.

Триба 6. **Neocodoneae Kolak. trib. nov.**

Calycis limbus pentamerus, persistens, sinibus exappendiculatis, nervis 10 eramosis. Capsula poris membranaceis, axicornuta, axicornibus apicalibus, minutis, valvulas scalares vel planas formantibus. Typus carpologicus axicorno-valvularis. Placentae lingulatae. Herbae annuae vel perennes, polycarpicae.

T y p u s tribus: *Neocodon* Kolak. et Serd.

Чашечка 5-членная, с 10 неветвящимися жилками, зубцы остающиеся, без придатков между ними. Коробочки аксикорновые, аксикорны апикальные, мелкие, образуют ступенчатый или плоский клапан, клапанного аксикорно-

вого типа. Семеноецы удлиненные, языковидные. Однолетние или многолетние поликарпические травы.

Тип трибы: *Neocodon* Kolak. et Serd.

Роды: *Asyneuma* Griseb. et Schenk., *Brachycodonia* Fed., *Cylindrocarpa* Regel, *Favratia* Feer, *Legousia* Durand, *Neocodon* Kolak. et Serd.

Ареал. В основном Средиземногорная область.

Триба 7. *Edriantheae* Fed. descr. emend.

Inflorescentia capitata bracteis rigidis praedita. Calycis limbus persistens, sinibus exappendiculatis. Capsula axicornuta, axicornibus basi connatis, rostellis liberis. Typus carpologicus receptaculo-ruptilis. Herbae polycarpicae.

Typus tribus: *Edraianthus* A. DC.

Цветки в головчатых соцветиях, окруженных жесткими прицветниками. Зубцы чашечки остающиеся, без придатков между ними. Коробочки аксикорновые, аксикорны со сросшимися основаниями, со свободными носиками, цветоложе разрывного карпологического типа.

Тип трибы: *Edrainthus* A. DC.

Монотипная триба, из 20 видов травянистых многолетников, распространенных в горах восточной части Европейско-Кавказской подобласти Средиземногорной области, не заходящих на Кавказ.

Триба 8. **Sachokieleae Kolak. trib. nov.**

Calycis limbus persistens, sinibus exappendiculatis. Receptaculum lignificatum angustum. Capsula axicornuta parietibus nervisque tenuibus, usque ad basin segmentis 5 petaloideis ascendentibus dehiscens. Herbae polycarpicae, perennes.

Typus tribus: *Sachokiella* Kolak.

Зубцы чашечки без придатков между ними, остающиеся. Коробочки аксикорновые, с тонкими оболочками и жилками, с очень узким лигнизированным цветоложем, лепестковидно-раскрывающегося карпологического типа. Многолетние поликарпические травы.

Тип трибы: *Sachokiella* Kolak.

Монотипная триба, распространенная в Северной Турции и Южном Закавказье.

Триба 9. **Mzymteleae Kolak. trib. nov.**

Calycis limbus persistens, sinibus exappendiculatis. Capsula axicornibus, saccatis, basi dehiscens. Herbae polycarpicae, perennes.

Typus tribus: *Mzymtella* Kolak.

Зубцы чашечки остающиеся, без придатков между ними. Аксикорны узкие. Коробочки мешковидно-впяченного карпологического типа, открывающиеся в основании. Поликарпические многолетние травы.

Тип трибы: *Mzymtella* Kolak.

Монотипная триба, распространенная в северной Колхиде (Мзымта).

В заключение следует отметить, что предлагаемая новая система колокольчиковых, основанная главным образом на карпологических признаках, в достаточно полной мере отражает все морфологическое разнообразие семейства.

Сем. *Campanulaceae*, рассматриваемое в системах, предлагаемых преимущественно в конце прошлого столетия, представлялось весьма гетерогенным. Ныне, однако, оно приобрело значительную гомогенность вследствие удаления из него 4 семейств (*Cyphiaceae*, *Lobeliaceae*, *Pentaphragmataceae*, *Sphenocleaceae*). Кроме того, уточнение системы еще более увеличилось благодаря выделению внутри семейства 4 подсемейств (*Campanuloideae*, *Canarinoideae*, *Prismatocarpoideae*, *Wahlenbergieae*).

Дальнейшие таксономические подразделения внутри подсемейств по трибам, или коленам по Федорову, основанные на карпологии, еще более уточнили эту систему, включающую 18 триб для подсемейств *Campanuloideae* (аксикорновых) и *Wahlenbergioideae* (безаксикорновых) вместо 7 ранее установленных Федоровым.

Таким образом, увеличенное нами почти в 2 раза число триб вполне закономерно, так как оно основано на значительно более уточненной и почти полной карпологической классификации семейства колокольчиковых — *Campanulaceae* s. str. (Колаковский, 1985, 1986). В этой классификации вместо

4—5 нечетко определенных карпологических терминов используется 14 уточненных. Построенная на их основе карпологическая классификация охватывает 55 карпотипов, относящихся примерно к 90 % родов всего семейства. Уже этот высокий процент изученности карпологии внутри семейства позволил составить достаточно детальную его систему, в которой оказались, однако, еще недоисследованные нами карпологически и, естественно, не вошедшие в систему следующие 16 родов: *Echinocodon* Hong, *Guniallea*, *Heterocodon*, *Hanabusaya*, *Jasionella*, *Merciera*, *Namacodon*, *Petkovia*, *Petromarula*, *Physoplexis*, *Popoviocodonia*, *Trachelium*, *Triodanis*, *Trochocodon*, *Zeucandra*, *Tracheliopsis*.

Вместе с тем следует отметить, что в систему вошли 9 родов, также не изученных нами карпологически, но включенных на основании достаточно достоверных литературных источников с хорошими изображениями плодов: *Berenice*, *Cephalostigma*, *Cervicina*, *Heterochaenia*, *Microcodon*, *Prismatocarpus*, *Roella*, *Theilera*, *Treichelia*.

Автор считает своим долгом выразить благодарность И. П. Манденовой и С. К. Черепанову за просмотр рукописи статьи и составление латинских диагнозов.

ЛИТЕРАТУРА

Дорофеев П. И. Некоторые итоги и проблемы советской палеокарпологии. — В кн.: Советская палеокарпология. Л.: Наука, 1979, с. 13—25. — *Колаковский А. А.* Типы плодов у колокольчиковых (*Campanulaceae*). — Бот. журн., 1985, т. 70, № 1, с. 3—11. — *Колаковский А. А.* Карпология колокольчиковых (*Campanulaceae*) и вопросы таксономии. — Бот. журн., 1986, т. 71, № 9, с. 1155—1166. — *Тахтаджян А. Л.* Система и филогения цветковых растений. Л.: Наука, 1966. 611 с. — *Тахтаджян А. Л.* Колокольчиковые (*Campanulaceae*). — В кн.: Жизнь растений. Т. 5 (2). М.: Просвещение, 1981, с. 447—461. — *Федоров Ан. А.* Сем. *Campanulaceae*. — В кн.: Флора СССР. Т. 24. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1957, с. 126—450. — *Шулькина Т. В.* Жизненные формы в семействе *Campanulaceae*, их географическое распространение и связь с таксономией. — Бот. журн., 1978, т. 63, № 2, с. 153—169. — *Damboldt J. Campanulaceae*. — In: Davis P. N. Flora Turkey and the East Aegean Islands. Edinburg, 1978, vol. 6, p. 1—89. — *De Candolle A.* Monographie des Campanulees. Paris, 1830. 384 p. — *Hedberg O.* Monograph of the genus *Canarina* L. (*Campanulaceae*). — Svensk Botan., Tidsskr., 1961, Bd 11, Hf 1. 61 S. — *Schönland S.* Campanulaceae. — In: Engler, Prantl K. Naturlichen Pflanzenfamilien, 1889, T. 4, Abt. 4, 5, S. 40—63. — *Thulin M.* The genus *Wahlenbergia* s. lat. (*Campanulaceae*). — In: Tropical Africa and Madagascar. — Symb. Bot. Upsala, 1975, vol. 21, N 1. 223 p. — *Tutin T. O.*, *Heywood V. H.*, *Fedorov An. A.* et al. — Flora Europaea, 1965, vol. 4, p. 74—102.

Сухумский ботанический сад АН ГССР. Получено 23 IV 1986.

SUMMARY

A detailed carpological investigation of nearly all genera of the *Campanulaceae* family in comparison with the other morphological features and also with their life forms and ecology allowed to distinguish two new subfamilies with the southern area, *Prismatocarpoideae* and *Canarinoideae*. The volume of the *Wahlenbergioideae* subfamily and *Campanuloideae* is specified. Within these subfamilies 18 tribes are singled out, 11 of them being new ones. An important pattern in geographical distribution of the above subfamilies is established, the Mediterranean mountain region of Eurasia is reciprocally overlapped by the southern outlying zone of the *Campanuloideae* area and by the northern zone of the *Wahlenbergioideae* area. This region of area overlapping became the arena of evolution and preservation of ancestral and younger types of the subfamilies indicated.

УДК 581.9 (517.3)

Р. В. Камелин

ФЛОРОЦЕНОТИПЫ РАСТИТЕЛЬНОСТИ МОНГОЛЬСКОЙ НАРОДНОЙ РЕСПУБЛИКИ

R. V. KAMELIN. FLOROCOENOTYPES OF THE MONGOLIAN PEOPLE'S REPUBLIC VEGETATION

Сравниваются близкие (но не тождественные и не подчиненные иерархически) историко-типологические синтаксоны растительности — флороценотипы и фратрии растительных формаций. Показаны их различные возможности для классификации высших таксонов растительности. На территории МНР выделены и описаны 25 флороценотипов зональной растительности, 7 флороценотипов азональной растительности и 4 высших таксона антропогенной растительности. Намечено 8 фратрий формаций, представленных на территории МНР.

В данной работе мы делаем попытку классификации высших синтаксонов растительности МНР на основе представлений об их генезисе на этой территории. Принципиальные положения генетического (исторического) подхода к классификации высших синтаксонов были впервые намечены в работах В. Н. Сукачева (1942, 1944), А. И. Лескова (1943) и широко обоснованы и развиты в работах П. Н. Овчинникова (1947, 1948а, б, 1957, 1971), Е. П. Коровина (1961—1962), Е. М. Лавренко (1956, 1961). Для крупного региона Средней Азии и Казахстана (Турана и гор Средней Азии), находящегося к западу от территории МНР, нами была создана полная классификация флороценотипов растительности (Камелин, 1979), в настоящее время уточняемая и дополняемая по новым материалам. Для классификации пустынной растительности Центральной Азии понятие флороценотипа (в ранге, соответствующем группе формаций) было использовано Е. И. Рачковской (1986), которая попыталась сопоставить и соподчинить 2 близких историко-типологических синтаксона — флороценотипы (по Овчинникову) и фратрии растительных формаций В. Б. Сочавы (1945, 1964). Понятие фратрии растительных формаций Сочава широко использовал непосредственно для анализа растительного покрова сопредельных с МНР территорий Восточной Сибири и Дальнего Востока (Сочава, 1980 и более ранние работы). В связи с этим имеет смысл определить понятия флороценотипа и фратрии растительных формаций, сопоставить их и выявить границы их употребления в качестве синтаксонов.

Овчинников (1947) понимал флороценотип как совокупность формаций растительности, эдификаторы которых прошли общую адаптивную эволюцию под влиянием определенных длительно существующих физико-географических условий. Подобную совокупность формаций он предложил считать генетико-флористическим типом растительности (флороценотипом), поскольку любые иные принципы выделения типов растительности (физиономические, эколого-физиономические, биоморфологические) неизбежно приводили к такому объему типа растительности (леса, кустарники, пустыни, саванны), который охватывал флорогенетически и экологически заведомо различные (несходные по главным признакам ценозов) синтаксоны. Мы уже указывали (Камелин, 1979), что понятие флороценотипа предполагало адаптивное преобразование эдификаторов на определенных (значительных) территориях и в определенных типах флор (зонально-секторальных выделах флоры земного шара, длительно развивавшихся самостоятельно). В важной работе 1955 г. Овчинников особо подчеркивал политопный характер становления флороценотипов. Нам кажется,

что этим он хотел прежде всего противопоставить понятия флороценотипа и фратрии растительных формаций Сочавы. Во всех работах, развивавших понятие о флороценотипе, подчеркивалась необходимость более узкого понимания типа растительности (к которому флороценотипы и приравнивались), ограничения той совокупности формаций, которая имеет общее происхождение, общие основные эколого-биологические характеристики эдификаторов (как показатель общей адаптации) и развита в пределах ареала в одних типах ландшафта. При этом, естественно, возникали некоторые трудности. Одна из них была связана с тем, что вторичные, дериватные сообщества, представляющие в тех или иных странах лишь временные стадии динамических смен коренных сообществ данного флороценотипа, эдификаторы которых могли представлять иные экобиоморфы, ритмотипы или типы по продуктивности, чем эдификаторы коренных сообществ данного флороценотипа, приходилось нередко трактовать как самостоятельный флороценотип.

Прежде всего это было необходимо делать тогда, когда дериватные сообщества были широко представлены в современном растительном покрове (эфемеретум, значительная часть полусаванн, лугов). Делалось это потому, что флороценотипы все же представляют лишь современный срез отдельных крупных ценофилумов в растительном покрове любой страны, и — в силу особенностей филоценогенеза и флорогенеза — срез достаточно узкий по временным рамкам, практически одновозрастный. Вторая трудность была связана с недостаточно полной характеристикой географии флороценотипов, с неполнотой данных о растительном покрове крупных регионов Земли. Тем не менее как Овчинников, так и следовавшие ему авторы отчетливо представляли, что фитоценозы одного и того же флороценотипа (и близкого возраста!) могут быть развиты на обширных территориях и даже в пределах различных флористических областей Земли. Так, чернолесье (горные древнесредиземноморские, субсредиземноморские и южноголарктические широколиственные леса), в основном связанное с субдоминионом Древнего Средиземья, но главным образом в горах, а также с субсредиземноморскими территориями по его границам, все же хорошо представлено в европейских провинциях Бореального субдоминиона, в Восточной Азии (область того же субдоминиона, по А. Л. Тахтаджяну (Takhtajan, 1986), но, по-видимому, должна рассматриваться как субдоминион), в атлантической Северной Америке и, возможно, в Мадреанском (Сонорском) субдоминионе. Луга (даже в узком смысле слова) развиты во всех субдоминионах Голарктики. Тугаи широко развиты в Древнем Средиземье, но есть и в Сахаро-Синдской подобласти Палеотрописа. Чешуехвойные семиаридные леса (или арчовники, краснолесье) развиты в Древнем Средиземье и в Мадреанском субдоминионе.

Примеры эти можно было бы умножить, но ясно лишь то, что географическая характеристика флороценотипа, характер его распространения не играют особой роли при обосновании флороценотипов. Применяя понятие о флороценотипе, мы прежде всего находим общие для различных регионов черты филценогенеза (определенное ограничение ценофилумов в разных регионах, нередко повторяющихся в других регионах при сходном характере развития растительного покрова). Мы можем оценить и различия крупных регионов по характеру филценогенеза (по набору флороценотипов), и различия в представленности тех или иных флороценотипов в разных по флоре регионах. Динамический принцип выделения крупных синтаксонов у флороценотипов также играет подчиненную роль.

Понятие о фратрии растительных формаций возникло также при поиске путей генетической классификации растительного покрова (Сочава, 1945). В нем прежде всего отражалось определенное филценогенетическое и флорогенетическое единство всех (или подавляющей части) растительных сообществ на определенных ограниченных территориях (то обширных и различных по типу флор, то столь же обширных или меньших по площади, флора которых различается слабо: фратрии ангаридская, берингийская, уралосибирская на востоке СССР). Фратрия растительных формаций, по Сочаве, — совокупность растительных формаций, генетически связанных друг с другом, «географо-генетический формационный комплекс», аналог «естественных областей» или

«флор» В. Л. Комарова (1908), т. е. подразделение растительного покрова, совмещающее типологическое и хорологическое начало (Сочава, 1980: 110). Конечно же, и историческое (флорогенетическое) начало также совмещено в нем! Фратрии объединяются в типы растительности (Сочава, 1945, 1964, 1979), однако последние не имеют ничего общего с типами растительности в понимании большинства ботаников. Это по существу зональные географические комплексы растительности. Так, бореальный тип — это весь растительный покров Северной Азии; неморальный тип объединяет все зональные элементы растительного покрова умеренной и теплоумеренной частей Евразии.

Из вышесказанного совершенно ясно, что и тип растительности, в понимании Сочавы, и фратрия формаций — это единицы территориального (хорологически-топологического, географического) расчленения растительного покрова, комплексы разного ранга и различных по рангу синтаксонов растительности (для фратрий — формаций древесной, кустарниковой, травянистой растительности, обычно относящихся к разным типам растительности). Типологического значения для классификации синтаксонов, объединяющих однородные блоки описаний конкретных фитоценозов, эти единицы не имеют. Фратрии и типы растительности, в понимании Сочавы, могут картироваться на мелкомасштабных картах, в то время как показать распределение нескольких флороценотипов, представленных в одних и тех же регионах на мелкомасштабных картах без грубых искажений и оговорок о комплексном характере выделов, — невозможно. Фратрии формаций в значительно большей степени динамические системы. Все дериватные синтаксоны здесь безусловно должны связываться с коренными, климаксовыми. Для многих синтаксонов, в современный период самостоятельных, при объединении их во фратрии предполагается их происхождение, часто независимое от единых исходных синтаксонов (различное по возрасту). Абсолютный возраст объединяемых во фратрии синтаксонов может быть весьма различным (смешанный маньчжурский лес и луга). Казалось бы, отражающие динамику и филценогенез системы-фратрии должны хорошо выделяться в синтаксоны высшего ранга флористической классификации (союзы, порядки). Однако это, по-видимому, не так и прежде всего потому, что входящие в них единицы растительности по возрасту различны (хотя и связаны единым генезисом), а, кроме того, для формаций — основного синтаксона для выделения фратрий — места в классификации методами Браун-Бланке не находится.

Таким образом, хотя принципиально возможно описание растительности отдельных стран и регионов разного ранга как совокупности взаимодействующих, но относительно независимых флороценотипов, так и определенной фратрии растительных формаций, тесно связанных на данной территории общностью происхождения, все же в первом случае исследователь, скорее, работает как фитоценолог, а во втором — как биогеограф. Выделение флороценотипов — необходимый элемент описания и анализа растительности; вычленение фратрий — результат, скорее, синтеза данных о растительном покрове определенных крупных территорий. Взаимоподчинение (иерархия) этих единиц, поэтому, представляется нам невозможной. Флороценотипы обычно не ограничены рамками той или иной фратрии, и в то же время фратрия состоит, как правило, из формаций разных флороценотипов, распределение которых по территории, занятой данной фратрией, может быть очень различным. В уже упоминавшейся классификации флороценотипов растительности Средней Азии мы для нескольких флороценотипов указали на фратриальную неоднородность последних (Камелин, 1979). Выделенные для небольшого региона пустынь Заалтайской Гоби флороценотипы Рачковская (1986) также подчиняет двум фратриям формаций, хотя большая часть этих флороценотипов развита не только в пределах туранджунгарской или центральноазиатской фратрий формаций. Сам Сочава вводил также понятия о буферных формациях и их территориальных сочетаниях, развивающихся на контакте ареалов сообществ разных фратрий, чем еще более усложняются взаимоотношения фратрий и типов растительности (в обычном понимании их) или флороценотипов.

Ниже приводится классификация флороценотипов растительности для территории МНР. Значительная площадь страны, расположение ее в центре Азии в пределах нескольких зон (и высотных поясов) создают необходимость

объединения ряда флороценотипов в группы, преимущественно развитых в той или иной термально-солярной зоне или соответствующих высотных поясах, а также выделить две важнейшие крупные категории — совокупности флороценотипов, преимущественно бореальных, и флороценотипов древнесредиземноморских, свойственных двум крупнейшим ботанико-географическим хорионам, представленным на территории МНР.

ФЛОРОЦЕНОТИПЫ ХОЛОДНО-УМЕРЕННЫХ И УМЕРЕННЫХ ФЛОР БОРЕАЛЬНОГО СУБДОМИНИОНА (РЕЖЕ — ЗАХОДЯЩИХ В ГОРЫ ДРЕВНЕСРЕДИЗЕМНОМОРСКОГО СУБДОМИНИОНА)

Группа криогумидных типов

Тайга (Peucedrymion holarcticum). Флороценотип холодно-умеренных и горных теплоумеренных флор, возникший на «арктотретичной» основе в неогене. Объединяет фитоценозы формаций микротермных криомезофильных вечнозеленых или листопадных хвойных деревьев. Зональный тип холодно-умеренной Голарктики. В Монголии широко развит в горах северной части страны, где представлены как коренные сообщества, так и многообразные дериваты этого типа. В пределах МНР господствуют сообщества уралосибирской фратрии, но на северо-востоке страны, в Хэнтее, развиты и сообщества ангаридской (восточносибирской) фратрии.

Формации *Pinus sibirica*, *Abies sibirica* (иногда с *Picea obovata*), *Larix sibirica* (иногда с *Picea obovata*), *L. czekanowskii*, *L. gmelinii*, иногда *Larix czekanowskii* с *Pinus sibirica*. Дериваты — сообщества *Pinus pumila*, а также некоторые кустарничковые сообщества верхних поясов гор (с *Rhododendron chrysanthum*, *Ledum macrophyllum*, *Ribes dikuscha*) генетически связанные с тайгой, но ценотически и экологически тяготеющие к горным тундрам.

Белолесье (Leucodrymion holarcticum). Флороценотип холодно-умеренной, умеренной и горных теплоумеренных флор, возникший политопно и полихронно, на «арктотретичной» основе в неогене, ранее всего в южной части Голарктики, в том числе на юге Ангариды, по окраинам Восточной Азии, в Северной Америке. Объединяет группировки микротермных листопадных гигромезофильных и мезофильных (в том числе криомезофильных) деревьев и кустарников. В пределах МНР, преимущественно на севере страны, где представлен ряд своеобразных обособленных в настоящее время подтипов.

Подтип «урёмы» — гигромезофильные пойменные леса. Сложные полидоминантные формации *Populus suaveolens*, *Betula platyphylla*, *Populus tremula*, *Malus baccata*, *Padus asiatica*, *Salix pseudopentandra*, *Hippophaë rhamnoides* и их монодоминантные аналоги — в северной части страны, б. ч. уралосибирской фратрии, реже — ангаридской. На западе страны — менее сложные пойменные леса и рощицы *Populus laurifolia*, *P. pilosa*, *Betula microphylla*, по-видимому, алтаеджунгарской фратрии. Большая часть урём, возможно, возникла в неогене.

Подтип «колковое белолесье» — мезофильные листопадные мелколистные леса, формации *Betula platyphylla*, *B. hyppolyti*, *Populus tremula*, *B. fusca* с участием *Crataegus oxyacantha*, *C. dahurica*, *Cotoneaster mongolica*, *Padus asiatica*, *Salix bebbiana*. В северной части страны главным образом в сочетании с дауроманьчжурскими прериями и борами (т. е. с формациями разных фратрий). Преимущественно возникли в плейстоцене.

Подтип «ерники» — гигромезофитные и криомезофитные листопадные кустарники главным образом горно-пойменные и высокогорные. Полидоминантные формации *Betula fusca*, *B. fruticosa*, *Salix taraikensis*, *S. rosmarinifolia*, *S. miyabeana*, *S. microstachya*, *S. rhamnifolia*, *S. abscondita*, реже *S. pseudopentandra* и их монодоминантные аналоги, высокогорные ерники из *Betula rotundifolia*, *B. exilis*, *Pentaphylloides fruticosa*. Бо́льшая часть — ангаридской, меньшая — уралосибирской фратрий. Возраст — плейстоцен—голоцен.

Луга (Mesopojon holarcticum). Флороценотип холодно-умеренных и умеренных флор, возникший политопно и полихронно в тургайских и дериватных

им бореальн... морах с плиоцена по плейстоцен (и постплейстоцен). Объединяет группировки микротермных, реже — мезотермных мезофильных травянистых многолетников, прежде всего корневищных злаков. Один из зональных типов умеренной Голарктики.

Формации *Bromopsis inermis*, *Agrostis mongolica*, видов *Calamagrostis*, реже разнотравья главным образом послелесного происхождения. На севере Монголии, где этот флороценотип особенно развит, наряду с настоящими злаковыми и послелесными лугами развиты также и болотистые луга с участием нескольких видов осок.

Мезофильные горные травники (Mesocoryphion oreoasiaticum). Флороценотип холодно-умеренной и горных умеренных теплоумеренных флор, возникший на арктотретичной основе от неогена до голоцена. Объединяет группировки формаций олиготермных и мезотермных мезофильных травянистых многолетников. В Монголии — преимущественно в западной части, в горах выше границы леса, реже — совмещаясь с высокогорными лиственничниками.

Формации *Geranium saxatile*, полидоминантные ценозы с участием *Phlomoides alpina*, *Lophanthus krylovii*, *Polygonum bistorta* s. l., *P. viviparum*, видов рода *Alchemilla* и т. д.

Сазы, сазоболота (Sasophorbion oreoasiaticum). Флороценотип горных умеренных и теплоумеренных флор, возникший на бореальной и южнобореальной основе в плейстоцене. Объединяет группировки формаций низких микротермных психро-гигрофитных травянистых многолетников главным образом из однодольных. В Монголии — в горах западной части страны.

Формации *Carex pseudofoetida*, *C. ensifolia*, *C. altaica*, *C. orbicularis*, *C. capitata*, *Juncus triglumis*, *J. castaneus*, *Allium schoenoprasum* наряду с участием *Saxifraga hirculus*, *Potentilla gelidiformis* в нижних вариантах с *Ranunculus longicaulis*.

Болота (Phorbion holarcticum). Флороценотип холодно-умеренных и умеренных флор, возникший на тургайской и далее — на бореальной основе в неогене—плейстоцене. Объединяет фитоценозы сфагновых и зеленых мхов с участием криофитных и психро-гигрофитных кустарничков, корневищных и длиннокорневищных поликарпиков, а также других облигатных гелофитов. В Монголии — в северной части страны, особенно в Прихубсугулье, Хэнтее, Хангае.

Формации видов *Sphagnum*, *Drepanocladus*, *Calliergon* с участием *Carex pauciflora*, *Eriophorum angustifolium*, *Scheuchzeria palustris*, видов *Drosera*, а также *Oxycoccus microcarpus*, *Ledum decumbens*. Большая часть формаций уралосибирской фратрии.

Горные тундры (Crymion borealeholarcticum). Флороценотип (а скорее, совокупность флороценотипов) холодно-умеренных горных поясов и холодных (арктических) флор, возникший на смешанной посттургайской, бореальной и берингийской криоксерофитной основе полихронно (и частично — политопно) с конца неогена по плейстоцен, а на севере Евразии — по голоцен. Объединяет формации криоксерофитных, криомезофитных и психрогигрофитных кустарничков, различных многолетних трав с большим участием лишайников, мхов. В Монголии развит в горах Алтая, Хэнтея, Прихубсугулья, реже — Хангая.

Формации *Dryas punctata*, *Salix berberifolia*, *Ledum decumbens* с различными видами мхов и лишайников, реже — мохово-лишайниковые тундры с *Arctous erythrocarpa*, *Vaccinium uliginosum*, *Rhododendron adamsii* и другими послетаежными элементами.

Группа гумидных типов

В Монголии эта группа флороценотипов представлена только реликтовыми дериватными формациями, едва обособленными от зонально-поясных формаций других флороценотипов.

Мезофильные листопадные кустарники (Mesothamnion palearcticum). Флороценотип умеренных и теплоумеренных флор, возникающий на арктотретичной, тургайской, южно-бореальной и древнесредизем-

номорской основах с неогена по плейстоцен, в результате редукции смешанных и широколиственных (часто слегка ксерофилизованных) лесов. В Монголии — на крайнем западе, в горах южной части Монгольского Алтая (формации алтаеджунгарской фратрии *Lonicera microphylla*, *Cotoneaster megalocarpa*) и в Прихинганском районе (формации дауроманчжурской фратрии — полидоминантные сообщества *Betula mandshurica*, *Lonicera chrysantha* с участием видов *Viburnum*).

Высокотравье (Megalocoryphion nemorale). Флороценотип теплоумеренных мезофильных флор, возникший на «арктотретичной» основе с неогена (в результате декумбации нижних ярусов чернолесья), а в плейстоцене—голоцене в южной части бореальной Монголии практически полностью перешедший в реликтовое состояние, растворившись в бореальных флороценотипах.

На востоке Монголии изредка обособляются в березняковой свите сообществ в полидоминантных ценозах *Ligularia sagitta*, *Cacalia hastata*, *Sinurus deltoides*, видов *Aconitum* и т. д.

Группа криосемигумидных типов

Боры (Pitydrymion holarcticum). Флороценотип умеренной и горных теплоумеренных флор, возникший на тургайской (и посттургайской бореальной) основе с плиоцена по постплейстоцен. Объединяет группировки формаций микро- и мезотермных ксеромезофитных вечнозеленых и летне-зеленых гелиофитных хвойных деревьев. В Монголии широко развит в северной половине страны, особенно в Дауро-Монгольском регионе.

Формации *Pinus sylvestris*, *P. krylovii*, *Larix sibirica*, *L. gmelinii* (уралосибирской и ангаридской фратрий). В сукцессионных сменах часто предваряются колковым белолесьем. На юго-западе Монголии представлены дериваты боров — сообщества *Juniperus sabina*.

Лугостепи (Coryphiopoion uralosibiricum). Флороценотип умеренных и горных теплоумеренных флор, возникший на посттургайской и бореально-ангаридской основе в плейстоцене и постплейстоцене параллельно и в связи с борами и колковым белолесьем. Объединяет полидоминантные формации микротермных ксеромезофитных травянистых поликарпиков, особенно рыхлодерновинных и короткокорневищных злаков и осок. В МНР широко развит в северной части страны от Алтая до Даурии.

Полидоминантные формации *Helictotrichon dahuricum*, *H. schellianum*, *H. pubescens*, *Carex pediformis*, *C. argunensis*, реже *C. supermascula*, *Trisetum sibiricum*, *Koeleria altaica*, *Poa angustifolia*, *P. attenuata* s. l., *Polygonum alpinum*, *Artemisia laciniata*, *A. tanacetifolia*, *A. sericea*, *Dendranthema zawadskii* и другие и их полидоминантные аналоги. В верхнем поясе гор — в сочетании со светлохвойной тайгой, реже (на востоке) с борами. Особый вариант на легких почвах с *Polygonum divaricatum*. В высокогорьях — некоторые варианты «альпийских лугостепей» с *Festuca brachyphylla*. (Различные сообщества лугостепи принадлежат к уралосибирской, ангаридской, алтаеджунгарской и отчасти дауроманьчжурской фратриям).

Криоксеромезофильные травяные ковры (Nanocoryphion oreoasiaticum). Флороценотип умеренных и горных теплоумеренных флор, возникший на южно-голарктической основе с неогена по плейстоцен (в Монголии в основном в плейстоцене).

Объединяет группировки формаций микротермных низких криоксеромезофитных травянистых поликарпиков (преимущественно дерновинных однодольных). В Монголии — преимущественно в высоких горах на окраине собственно Центральной Азии.

Формации *Kobresia bellardii*, *K. filifolia*, *K. smirnovii*, *Carex rupestris*, иногда с участием *C. argunensis*, *C. melanantha*, *C. monogyna*, *Festuca brachyphylla*, *Allium monadelphum*, реже *Allium karelinii*.

Группа семиаридных типов

Гемиксерофильные азиатские листопадные редколесья и кустарники (Xerodrymion asiaticum). Флороценотип южно-бореальных флор, возникший в плейстоцене—постплейстоцене при деградации сложных сосново-дубовых гемиксерофильных лесов и редколесий (восточных аналогов прашибляка). Объединяет группировки мезотермных листопадных деревьев, а также кустовидных деревьев и кустарников. В Монголии широко развит в Дауро-Монгольском регионе, а также на востоке страны.

Формации *Ulmus macrocarpa*, *Armeniaca sibirica*, *Prunus pedunculata*, обычно с участием *Rhamnus erythroxylon*, *R. parvifolia*. Сюда же — коренные группировки *Ulmus pumila* (кроме ряда пойменных комплексов). В Гоби — фрагменты формации *Amygdalus mongolica*. Относятся (кроме миндаля) к дауроманьчжурской фратрии.

Степные кустарники (Xerothamnion stepposum). Флороценотип умеренных и горных теплоумеренных флор, возникший в неогене на контакте деградирующих тургайских лесов и прашибляка параллельно с образованием степей. Объединяет группировки олиготермных, реже — мезотермных листопадных гелиофильных ксеромезофильных кустарников. В МНР — преимущественно на западе страны, а также в реликтовом состоянии в степях Центральной Монголии.

Формации *Spiraea hypericifolia*, *S. pubescens*, *Caragana pumila*, *C. altaica*, *C. spinosa*, *C. bungei*, *C. korshinskyi*, *C. leucophloea*. Преимущественно алтаеджунгарские фратрии.

Трагакантники (Tragacanthion mediterraneum). Флороценотип теплоумеренной древнесредиземноморской флоры, в Монголии представленный лишь реликтовыми фрагментами в комплексе со степями и пустынями. Преимущественно в горах южной части МНР и особенно — на западе.

Формации *Oxytropis tragacanthoides*, *Convolvulus tragacanthoides*, а также, по-видимому, *Nephelotrophe grubovii*, *Caragana tibetica*.

Восточноазиатские (дауроманьчжурские) прерии (Poecilopoion orientaleasiaticum). Сочава называл их «степпоиды». Флороценотип мезотермной субокеанической флоры, возникший в конце неогена-плейстоцене при деградации восточных аналогов прашибляка на контакте с дериватами южно-бореальных и восточноазиатских лесов, а на западе — степей. От степей отличается прежде всего одним (хотя и растянутым) периодом покоя в холодное время года. В Монголии — зональный тип Дауро-Монгольского региона, кроме того, заходит по мелкосопочникам и низким горам в соседние регионы. Объединяет группировки ксеромезофитных и мезоксерофитных травянистых поликарпиков, короткокорневищных, рыхлодерновинных (и реже — крупнодерновинных) злаков со значительным участием поликарпиков с каудексом (и даже полукустарников).

Формации *Filifolium sibiricum*, *Lespedeza hedysaroides*, *Artemisia gmelinii*, *A. freyniana*, *Stipa baicalensis*, *S. grandis* (частично?), *Arundinella anomala*, реже *Stellera chamaejasme*, *Lespedeza dahurica*, нередко с *Potentilla acaulis*, видов *Artemisia* и др. Характерный компонент растительности дауроманьчжурской фратрии, часто сочетающийся с гемиксерофильными редколесьями и кустарниками, борами, колковым белолесьем (вторичным).

Степи (Xeropojon eurasiaticum, Steppa). Флороценотип умеренной и горных теплоумеренных флор, возникший на смешанной древнесредиземноморской и тургайской (тургайско-ангаридской) основе в плиоцене, но широко развившийся в плейстоцене. Объединяет группировки микротермных ксерофильных травянистых поликарпиков прежде всего дерновинных злаков, но в Монголии также и криоксерофильных злаков, осок, полыней. Как и в других регионах Евразии, в МНР — очень гетерогенный флороценотип, состоящий из нескольких подтипов, принадлежащих к разным фратриям. Зональный тип на большей части Монголии, образующий и несколько высотных полос (и поясов) в горах.

Подтип кустарниковых степей: формации змеевково (*Cleistogenes squarrosa*)-крыловоковыльная (*Stipa krylovii*) с *Caragana microphylla*, с *C. pygmaea* и *C. mic-*

rophylla, осочково(*Carex duriuscula*)-житняково (*Agropyron cristatum* s. l.)-крыловоковыльная с *C. pygmaea*, полынно(*Artemisia xerophytica*)-крыловоковыльная с *C. bungei*, а в южных подзонах и в горных массивах периферии Центральной Азии — ковыльковая (*Stipa klementzii*, *S. gobica*) с *Caragana leucophloea* и ковыльковая (*S. gobica*) с *Caragana pygmaea*. Включает формации нескольких фратрий (и буферные формации между разными фратриями).

Подтип сибирскомонгольских полидоминантных степей: формации змеевково-крыловотырсиковые (*Cleistogenes squarrosa*, *Stipa krylovii*), осочково-крыловотырсиковая (*Carex duriuscula*, *Stipa krylovii*), полынно-(змеевково)-крыловотырсиковая (с синузией *Artemisia frigida*), полидоминантная монгольская мелкодерновинно-злаково-степная (*Festuca lenensis*, *Koeleria macrantha*, *Cleistogenes squarrosa*, *Stipa krylovii*), реже — с субдоминированием *Poa botryoides* (4-злаковая степь), полидоминантные с житняком (*Agropyron cristatum*, нередко также с *Cymbaria dahurica*), разнотравно-крыловотырсиково-мятликовые (с *Artemisia frigida* и без нее), келериево-житняковая (*Cleistogenes squarrosa*, *Koeleria micrantha*, *Agropyron cristatum*), разнотравно-мятликово(келериево)-крыловотырсиковая, луково-крыловотырсиковые (*Allium bidentatum*, *A. tenuissimum*, *A. prostratum*, *Carex duriuscula*, *Stipa krylovii*), осоково-вострецовая (*Carex duriuscula*, *Leymus chinensis*), вострецово(осоково)-крыловотырсиковая. Производные формации — холодно-полынные, полидоминантные сбитые с *Artemisia adamsii* и др. Выше перечисленный блок формаций — зональный для северной части МНР и заходит по горам далеко на юг. Он принадлежит к ангаридской фратрии формаций (с основным распространением в Средней Сибири, Туве, Сев. Монголии и Даурии), но отдельные его формации доходят и до Алтая. Обычно они комплексируются на севере с лугостепями и лиственничниками, а в центральной части страны и на юге — с пустынными степями. На территории Монголии нередко представлены и петрофитные формации этого подтипа с характерными *Arctogeron gramineum*, видами *Thymus*, *Arenaria meyeri* и др.

Подтип настоящих степей: формации *Stipa kirghisorum*, *S. sareptana*, возможно, *Agropyron nevskii* (горный вариант) — все алтаеджунгарской фратрии, в условиях МНР обычно сочетающиеся со степными кустарниками. Развит исключительно на западе МНР. Восточный аналог — часть группировок *Stipa grandis*.

Подтип песчаных степей: формации *Agropyron cristatum*, *A. michnoi*, *Artemisia arenaria*, *Hedysarum fruticosum* subsp. *mongolicum* и др.

Подтип центральноазиатских и полукустарничково-мелкодерновинно-злаковых пустынных степей: формации *Stipa gobica*, *S. klementzii*, реже *S. glareosa*, *S. breviflora* — ковыльковые степи, *Allium polyrrhizum* — луковые степи, *Artemisia xerophytica*, *A. caespitosa*, *Ajania trifida* — формации сбитых степей с *Artemisia intricata*, *A. macrocephala*, *A. scoparia*, *A. pectinata*.

Криоксерофильные подушечники (Pycnocoryphion oreoasiaticum). Флороценотип горных умеренных флор, возникший на смешанной арктотретичной и древнесредиземноморской основе с неогена по плейстоцен. Объединяет группировки формаций микротермных криомезоксерофильных низких подушковидных поликарпиков и полукустарничков. В Монголии — высоко в горах, но иногда фрагментами в комплексе со степями в среднегорьях.

Формации *Stellaria pulvinata*, *S. petraea*, *Sibbaldia procumbens*, *Arenaria formosa*, *Dryadanthe tetrandra*, *Oxytropis saposhnikovii*, *O. tschujae* и др.

ФЛОРОЦЕНОТИПЫ УМЕРЕННЫХ И ТЕПЛОУМЕРЕННЫХ ФЛОР ДРЕВНЕСРЕДИЗЕМНОМОРСКОГО СУБДОМИНИОНА

Группа аридных типов

Турано-джунгарские (туранские) полукустарниковые пустыни (Eremophryganion turano-dshungaricum).

Флороценотип умеренной и теплоумеренной флор, возникший на древнесредиземноморской и частично древнексерофильной основе в неогене. Объединяет группировки олиготермных и мезотермных эуксерофитных полукустарников, реже кустарников. В Монголии — только на западе страны. Хотя мы

ранее (Камелин, 1979) называли этот флороценотип туранской полукустарниковой пустыней, но указывали, что он развит и в Центральной Азии (имелись в виду Джунгария и другие переходные территории, в том числе Восточный Памир).

Формации *Artemisia terrae-albae*, *A. gracilescens*, *A. schischkinii*, *A. schrenkiana*, полидоминантные с несколькими видами рода *Anabasis* (*A. salsa*, *A. eriopoda*, *A. elatior*, *A. truncata*, *A. brevifolia*), *Nanophyton grubovii*, *N. mongolicum*, полидоминантные группировки с участием *Atraphaxis spinosa*, *Kochia prostrata*, *Eurotia ceratoides*, *Acanthophyllum pungens*, со значительной ролью *Convolvulus gortschakovii*. Все формации в МНР — туранoджунгарской фратрии, иногда со значительным участием элементов гобийской (центральноазиатской) фратрии. Сюда же — *Chenopodium frutescens* (?).

Центральноазиатские полукустарниково-кустарниковые пустыни (Eremophryganion centraleasiaticum). Флороценотип умеренной и теплоумеренной флор, возникший на древнесредиземноморской и частично — древнексерофильной основе в неогене параллельно (но, очевидно, начав развиваться ранее) с предыдущим флороценотипом. Объединяет группировки микро- и олиготермных эуксерофитных полукустарников и кустарников. Зональный тип северной части Центральной Азии, широко развитый на юге МНР. Аналоги — по всей Сахаро-Гобийской пустынной области. Возможно, что вместе с предыдущим флороценотипом представляет лишь два значительно дивергировавших с неогена подтипа единого флороценотипа.

Формации *Salsola passerina*, *S. abrotanoides*, *S. laricifolia*, *Sympegma regelii*, *Iljinia regelii*, *Anabasis brevifolia* (частично), *Haloxylon ammodendron*, *Reaumuria* (*Hololachne*) *songarica*, *Gymnocarpos przewalskii*, *Atraphaxis bracteata*, *A. pungens* (частично), *Potaninia mongolica*, *Ammopiptanthus mongolicus* (?), *Asterothamnus centralasiaticus*, *Artemisia xanthochroa*, *A. sphaerocephala*, *A. halodendron*, *A. gobica*, *Brachanthemum mongolicum*, *B. gobicum*.

Туранский псаммофитон (Psammo-eremophryganion turanicum). Флороценотип теплоумеренной флоры, возникший на древнесредиземноморской основе в неогене, в Центральной Азии — находящийся в реликтовом состоянии, а в Туране — испытавший вторичное обогащение в плейстоцене— голоцене. Объединяет группировки олиго- и мезотермных эуксерофитных и псаммофитных кустарников и полукустарников. В Монголии — преимущественно на западе, но отдельные элементы идут до Алашаньской Гоби.

Формации *Calligonum mongolicum*, *C. ebinuricum*, *C. gobicum*, *Eurotia ewersmanniana*, возможно, *Artemisia globosa*, *Astragalus ammodytes*, вторичные открытые сообщества с видами *Corispermum*, *Agriophyllum pungens*.

Галофитон (Halophyton turano-centraleasiaticum). Флороценотип умеренной и теплоумеренной флор, возникший на древнексерофитной и отчасти — древнесредиземноморской основе в неогене. Обединяет группировки мезотермных (частично — олиготермных) эуксерофильных и галофильных полукустарников, многолетников с каудексом, реже кустарников. Как правило, среди эдификаторов представлены галосуккуленты. В серийных группировках это часто однолетники. В Монголии — на юге страны, но по Котловине озер и частично Даурии — заходит далеко на север.

Формации *Kalidium gracile*, *K. foliatum*, *K. cuspidatum*, реже *K. caspicum*, *Halocnemum strobilaceum*, *Salsola rosacea*, *Climacoptera subcrassa*, *C. affinis*, *Suaeda heterophylla*, *S. corniculata*, *S. salsa*, *Salicornia europaea*, *Atriplex fera*, редко *Atriplex cana*, *Frankenia pulverulenta*, *Limonium suffruticosum*, *L. erythrorhizum*, *Poacynum hendersonii*. Реликтовые формации *Nitraria sibirica*, *N. roborowskii*.

Тугаи (Xeropotamodrymion asiaticum). Флороценотип теплоумеренных (и умеренных?) аридных флор, возникший на древнексерофильной и арктотретичной основе в неогене. Объединяет группировки мезотермных гидрофильных деревьев и кустарников (с резкими чертами приспособления к аридному климату). В Монголии — в реликтовом состоянии, главным образом в оазисах Гоби.

Формации *Populus euphratica*, *Tamarix ramosissima*, возможно *Elaeagnus moorcroftii*, часть реликтовых сообществ *Ulmus pumila*.

Реликтовые крупнозлаковники, саванноиды (Potamomegalopojon mediterraneum). Флороценотип субтропических (и южных теплоумеренных) флор, возникший на северных пределах субтропических флор в палеогене, с неогена испытал резкую редукцию состава и сильно дифференцировался по типам местообитаний. В Монголии представлен двумя независимыми ныне филумами — чиевниками, имеющими широкое распространение, и своеобразными псаммофитными реликтовыми сообществами влаголюбивых видов.

Формации *Achnatherum splendens*, производные формации *Iris lactea* (возможно и *Iris ventricosa*), *Psammochloa villosa* (с характерными спутниками *Olgaea leucophylla*, *Pugionum dolabratum*). По мере накопления знаний по составу реликтовых саванноидов Средней и Центральной Азии и сравнения их с аналогичными сообществами других регионов все более тесные связи обнаруживаются с различными реликтовыми сообществами в иных районах Древнего Средиземья и Соноры, а также с туссоками Южной Америки и их аналогами в Австралии и Новой Зеландии. Возможно, что все эти сообщества (в том числе реликтовые гирканские «туссоки» с *Juncus littoralis*) восходят к единому палеофлороценотипу субтропических флор до палеогена, возникшему именно на литоралях. Реликтами его являются виды рода *Tournefortia* s. l. (*Messerschmidia*) и, вероятно, все сем. *Peganaceae*. Возможно, что и *Acorus calamus* — реликт именно этого флороценотипа.

Группа экстремоаридных типов

Центральноазиатские гаммады (каменистые пустыни) (Eremion centraleasiaticum). Флороценотип теплоумеренных и субтропических флор, возникший на древнексерофитной основе в палеогене. В неогене и особенно плейстоцене испытал резкую редукцию с элиминацией многих характерных компонентов. Общее распространение — Центральная Азия, в реликтовом состоянии — в горах Средней Азии, а ряд реликтовых типов задержался в Монголии, как и в других участках Центральной Азии в составе иных флороценотипов (галофитона, центральноазиатских полукустарниковых пустынь). В Монголии — на юге страны.

Формации мезотермных эуксерофитных кустарников *Zygophyllum xanthoxylon*, *Nitraria sphaerocarpa*, *Ephedra przewalskii*, (?частично *Haloxylon ammodendron*), а также производных гаммад — эуксерофитных однолетников *Halogeton glomeratus*, *Micropeplis arachnoidea*, *Tribulus terrastris* (в коренных местообитаниях).

В Средней Азии аналогами центральноазиатских гаммад являются как флороценотип реликтовой растительности «пестроцветов», так и подтип Anabaseton desertoasiaticum туранoджунгарских полукустарниковых пустынь. По чисто историческим причинам реликтовые типы древнексерофильных флор в Средней Азии лучше сохранились в составе иранотуранских псаммосаванн, чем в собственно гаммаде (которая все же есть и на равнинах и мелкосопочниках Турана, но в обедненном виде).

Азональные типы растительности

Гидрофильная и гигрофильная растительность (Hydrophyton). В Монголии представлена тем же набором флороценотипов, что и в Средней Азии, однако распределение формаций по ним иное.

Гигрофильные злаковники и травники (Hygrocoryphiopoion asiaticum) в МНР представлены меньшим, чем в Средней Азии, набором формаций, причем преобладают среди их эдификаторов не столько олигомезотермные гигрофиты — *Phragmites communis*, виды *Schoenoplectus*, *Bolboschoenus*, *Typha laxmannii*, сколько микротермные гигрофиты (виды *Carex*, *Juncus*, *Veronica beccabunga*, *Bidens tripartita* и др., особенно в северной половине страны).

Воднопогруженная растительность (Hydrocoryphion asiaticum) в МНР представлена едва ли менее разнообразно, чем в Средней Азии. Здесь выпадают лишь некоторые мезотермные гидрофиты. Формации *Nymphaea tetragona*, *Nuphar pumilum*, *Batrachium mongolicum*, *B. circinatum*, *B. trichophyl-*

lum, *B. divaricatum*, *Nymphoides peltatum*, многочисленных видов *Potamogeton*, *Sagittaria natans*, *S. trifolia*, *Ceratophyllum demersum*, *Zannichellia pedunculata*, *Najas marina* s. l. и др.

Гидрофильная плавающая растительность (Hydromegaloplankton asiaticum) в МНР еще очень слабо изучена, но несомненно очень бедна. Формации *Lemna minor*, *L. trisulca*, *Urticularia vulgaris*, *U. minor*. Термофильные реликты, и даже мезотермные виды здесь отсутствуют.

Петрофильная растительность (Petrophyton). Как и в Средней Азии, представлена в МНР различными флороценотипами, пока еще слабоизученными, но несомненно зонально и высотно дифференцированными. Дифференциация же эдафическая, как и в Средней Азии, относительно невелика (характерных кальцефильных и кальцефобных, серпентинитовых или туфолюбивых сообществ здесь практически нет).

Ксеролитофитон (Xerolithophyton centraleasiaticum). Изучен слабо. Формации мезотермных и отчасти олиготермных ксерофитных и мезоксерофитных травянистых папоротников, плауновидных и особенно ксерофитных полукустарничков, многолетних трав с каудексом из двудольных цветковых — строгих литофитов.

Формации *Cheilanthes argentea*, *Woodsia ilvensis*, *W. subcordata*, *Selaginella sanguinolenta*, *Carex korshinskyi* (?), *Stellaria amblyosepala*, *Arenaria androsacea*, *Silene iche-bogdo*, *Galitzkia potaninii*, *G. macrocarpa*, *Saxifraga spinulosa*, *Potentilla ikonnikovii*, *Oxytropis acanthacea*, *Seseli buchtormense*, *Peucedanum hystrix*, *Thymus altaicus*, *Th. mongolicus*, *Asperula saxicola*, *Krylovia limoniifolia*, *K. eremophila*, *Saussurea catharinae*.

Ксерохазмофитон (Xerochasmophyton centraleasiaticum). Растительность сухих теплых осыпей изучена в МНР крайне недостаточно. Формации олиго- и мезотермных ксерофитных и мезоксерофитных корневищных или корнеотпрысковых поликарпиков — облигатных видов осыпей и рыхлых склонов. Нередко представлены пионерными сообществами с однолетниками. Имеются исключительно на юге МНР.

Формации *Pennisetum centrasiaticum*, *Piptatherum songaricum*, *Allium subtilissimum*, *Stellaria gypsophiloides*, *Silene altaica*, *Scrophularia incisa*, *Chondrilla leiosperma* — на западе МНР, *Tripogon purpurascens*, *Zygophyllum potaninii*, *Arnebia fimbriata*, *Incarvillea potaninii* (?), *Asterothamnus molliusculus*, По-видимому, сюда же — *Artemisia rutifolia*, *Scorzonera divaricata*, *S. pseudodivaricata*. Пионерные сообщества *Glaucium squamigerum*, *Oreoloma violaceum*, *Dracocephalum foetidum*, *Lagochilus bungei* и др.

Мезолитофитон (Mesolithophyton sibirico—oreoasiaticum). Флороценотип горных умеренных и теплоумеренных флор, возникший на арктотретичной основе в неогене. Объединяет группировки микро- и мезотермных мезофитных и мезоксерофитных травянистых многолетников-литофитов. В МНР почти не выражен. Облигатны *Camptosorus sibiricus*, *Polypodium virginianum*, *Sedum ewersii*, *Viola biloba*, *Hackelia deflexa*, *Physochlaena physaloides*.

Криопетрофитон (Cryopetrophyton oreoasiaticum). Флороценотип горных умеренных и теплоумеренных флор, возникший на арктотретичной и древнесредиземноморской основе в неогене—плейстоцене. Объединяет группировки олиготермных криомезофильных и криомезоксерофильных травянистых многолетников, нередко с каудексом, заселяющих холодные каменники (курумы, гольцы), осыпи и скальные карнизы выше полосы гольцовой растительности (с сомкнутыми ценозами). В МНР представлен разнообразно и формациями не менее чем двух фратрий.

Формации *Allium ampibolum*, *Cerastium lithospermifolium*, *C. pusillum*, *Minuartia arctica*, *Callianthemum angustifolium*, *C. sajanense*, *Paraquilegia microphylla*, *Draba oreades*, *Chorispora bungeana*, *Leiospora exscapa*, *Aphragmus involucratus*, *Braya siliquosa*, *Rhodiola quadrifida*, *R. algida*, *Saxifraga terektensis*, *S. oppositifolia*, *Potentilla biflora*, *Biebersteinia odora*, *Dracocephalum bungeanum*, *Waldheimia tridactylites*, *Saussurea involucrata*, *S. glacialis*, *S. subacaulis* (и их полидоминантные аналоги).

Антропогенная, перестроенная человеком растительность (Agrophyton), в последнее время усиленно изучается в МНР

(Hilbig, Bumzaa, 1983; Хильбиг, 1986), но попыток классифицировать ее высшие таксоны флорогенетически еще не было. А между тем различия в антропогенной растительности разных регионов МНР весьма велики как в силу различий в природной обстановке, так и в результате особенностей истории хозяйствования и влияния разных центров земледельческой культуры.

Агроценозы неполивного земледелия (Agroephemeralia sibirica) в МНР появились относительно недавно (первые опыты, видимо, — менее ста лет, исключая древнюю культуру проса). Сеются здесь яровые злаки (*Triticum vulgare*, *Hordeum vulgare*, реже *Secale cereale*, *Avena sativa*, ранее *Panicum miliaceum*), разводится и картофель. Сорняки этих фитоценозов общи с Южной Сибирью. Это — *Setaria viridis*, *Avena fatua*, *Bromus squarrosus*, *Cannabis ruderalis*, *Fagopyrum tataricum*, *Chenopodium acuminatum*, *Ch. viride*, *Agrostemma githago*, *Vaccaria segetalis*, *Thlaspi arvense*, *Lappula myosotis*, *Lycopsis orientalis*, *Artemisia macrocephala*, *A. sieversiana*, *Cirsium arvense*, *Sonchus arvensis*, *Crepis tectorum*, а из более специфических — *Sphallerocarpus gracilis* и одичавший *Panicum miliaceum*, а также ряд лугостепных растений, проникающих из естественных ценозов, (например, на легких почвах — *Polygonum divaricatum* и т. д).

По-видимому, в результате опытов травосеяния в 30—50-х гг. и испытания в культуре викоовсяных смесей в северной части страны сорно распространились и *Melilotus albus*, *Trifolium pratense*, *Vicia sativa*, *Pisum arvense*, *Nonea pulla*, *Cirsium incanum*.

Агроценозы поливного земледелия (Agrohydrophytalia) господствуют в южной части страны, но имеются и в северной.

В западной части МНР (на север до Котловины озер и Кобдо) поливное земледелие развивалось преимущественно под влиянием оазисов Центральной Азии (от Джунгарии до Тибета). Набор полевых культур был здесь богаче, и, кроме тех же стандартных для МНР культур, здесь и поныне сорно и в смесях попадаются реликты прошлой культуры — инфлатные формы *Triticum vulgare*, *T. compactum*, *Hordeum humile*, *H. aegiceras*, *Fagopyrum esculentum*, *Lathyrus sativus*, *Medicago sativa*, *Linum humile* aff., возделывалась, по-видимому, и *Triticum polonicum* (Баранов, 1932). А огородные культуры западных оазисов, ныне стандартные для умеренной Евразии, ранее были представлены рядом культур джунгарского земледелия: *Brassica chinensis*, *Raphanus sativus*, *Allium cepa*, *A. fistulosum*, *A. sativum*, *Cucumis sativus* subsp. *chinensis*, *Cucumis melo* convar. *chandalak* и convar. *chinensis* и др. Именно с этими культурами связан и набор сорняков поливного земледелия, близкий к западноцентральноазиатскому, — *Echinochloa crus-galli*, *Setaria glauca*, виды *Eragrostis*, *Polypogon monspeliensis*, *Bolboschoenus popovii*, *Rumex similans*, *Polygonum patulum*, *P. gracilius*, *Lepyrodiclis holosteoides*, *Silene conoidea*, *Vaccaria segetalis*, *Brassica juncea*, *Eruca sativa*, *Cardaria pubescens*, *Isatis tinctoria* (ранее культурное?), *Carpoceras ceratocarpum*, *Neslia paniculata*, виды *Camelina*, *Vexibia alopecuroides*, *Alhagi sparsifolia*, *Malva neglecta*, *Epilobium minutiflorum*, *Heliotropium ellipticum*, *Lycopsis orientalis*, *Salvia deserta*, *Dodartia orientalis*, *Xanthium strumarium*, *Artemisia scoparia*, *A. annua*, *Acroptilon australe*, *Cichorium intybus*. Эти агроценозы можно классифицировать как Agrohydrophytalia oreoasiatica.

Еще более интересны агроценозы поливного земледелия на севере МНР. Несмотря на небольшой набор возделываемых культур (упомянем из более оригинальных овощей *Brassica chinensis*, *Allium fistulosum*), наряду с обычными сибирскими огородными сорняками *Poa supina*, *Rumex acetosella*, *Polygonum convolvulus*, *Chenopodium acuminatum*, *Ch. viride*, *Stellaria media*, *Vicia cracca*, *Geranium sibiricum*, *Plumbagella micrantha*, *Galeopsis bifida*, *Plantago major*, *Senecio vulgaris*, *Sonchus oleraceus* здесь встречаются многие характерные сорные растения восточноазиатского происхождения — *Polygonum belophyllum*, *Leptopyrum fumarioides*, *Hypecoum leptocarpum*, *Sphallerocarpus gracilis*, *Cuscuta chinensis*, *Elsholtzia densa*, *E. ciliata*, остаток прежней культуры *Trigonella coerulea*. По-видимому, эти агроценозы следует классифицировать как Agrohydrophytalia oriente-asiatica, естественно, как их обедненный вариант.

Особо интересна в Монголии комплексная растительность мест поселения (Pagophytalia), т. е. комплексы с участием рудеральных и естественных сообществ, а также сообществ смен восстановления нарушенных мест до состояния,

близкого к естественному. Она развита в городах, аймачных и сомонных центрах, а также в более мелких поселениях и по местам ежегодного скопления скота и людей (зимовки, летовки, колодцы и т. д.). Изучена эта растительность еще очень плохо. Мы приведем лишь список ее важнейших эдификаторов: *Urtica cannabina*, *Polygonum aviculare*, *Chenopodium album*, *Ch. prostratum*, *Atriplex tatarica*, *Ceratocarpus arenarius*, виды *Axyris*, *Bassia dasyphylla*, *Kochia densiflora*, *K. krylovii*, *Salsola australis*, *S. monoptera*, *Amaranthus blitoides*, *Lepidium densiflorum*, *Chorispora sibirica*, *Ch. tenella*, *Descurainia sophia*, *Peganum harmala*, *Malva mauritiana*, *Asperugo procumbens*, *Lagopsis supina*, *Panzeria lanata*, *Leonurus sibiricus*, *L. deminutus*, *Artemisia dracunculus*, *A. glauca*, *A. pectinata*, *A. anethifolia*, *A. macrocephala*, *A. sieversiana*, *A. scoparia*, *A. rubripes*, *A. mongolica*, *A. adamsii*, иногда *A. palustris*.

Растительность МНР в целом, несмотря на наличие замечательных сводок А. А. Юнатова (1950, 1974) и интенсивную публикацию итогов ботанико-географического и стационарного изучения важнейших фитоценозов, зонально и поясно господствующих в растительном покрове (см. многочисленные работы З. В. Карамышевой, Е. И. Рачковской, Д. Банзрагча, Б. Дашняма, Б. М. Миркина, Буян-Оршиха, И. А. Банниковой, Н. П. Гуричевой, Е. А. Волковой и др.), достаточно полно не изучена. Лишь в последние годы началось изучение кустарниковых ценозов в разных районах МНР, почти не описаны белолесные ценозы, горные тундры, петрофитные сообщества, слабо изучена водная растительность. Именно поэтому наш перечень формаций заведомо неполон и схематичен. Однако для сравнения с сопредельными территориями СССР он вполне пригоден.

Из этого материала следует, что на территории МНР совмещается несколько своеобразных, крупного ранга флор (что хорошо было показано В. И. Грубовым, 1955, 1984), каждой из которых свойствен и достаточно своеобразный набор флороценотипов. Тайга, белолесье, луга в северной части МНР представлены почти с той же полнотой, как и в Южной Сибири. Менее развиты здесь болота; своеобразие горных тундр МНР еще не выявлено. Таким образом, северо-бореальные (разных фратрий) фитоценозы здесь развиты достаточно полно. В МНР практически отсутствуют неморальные типы растительности, реликты же их различны по природе и тяготеют как к растительности периферии Алтая, так и к маньчжурским типам растительности. Уралосибирский и ангаридский комплекс боров и лугостепей представлен в МНР очень хорошо, как и характерный для всей высокой Азии тип криоксерофитных травяных ковров (кобрезников и осочников). Очень полно представлены в МНР семиаридные типы растительности. Это и наиболее дифференцированные по составу подзональных полос степи. Это и лучше представленный, чем на территории южной Сибири, комплекс листопадных редколесий, кустарников и восточноазиатских (дауроманьчжурских) прерий — обедненный вариант комплекса гемиксерофильной растительности Маньчжурии. Это и степные кустарники казахстано-алтае-джунгарского центра развития, своеобразные северные варианты криоксерофильных подушечников. Имеются в МНР и фрагменты трагакантников. На юге МНР сочетаются типы растительности, общие с Северным Тураном, и совершенно своеобразные (гобийские) типы пустынь, вплоть до экстрааридных. Своеобразны в МНР и реликтовые крупнозлаковники.

Обзор основных типов растительности МНР позволяет поэтому более точно наметить и фратриальное разделение растительности МНР.

По нашему мнению, на территории МНР представлены следующие фратрии формаций.

1. Уралосибирская таежная фратрия (темнохвойная тайга, часть белолесья, основная часть болот, часть лугов, возможно, частично тундры).
2. Ангаридская светлохвойно-таежная фратрия (светлохвойная тайга, часть белолесья, боров, лугостепи, большая часть лугов на севере, горные тундры).
3. Алтаеджунгарская лесостепная фратрия (часть мезофильных кустарников, степные кустарники, мезофильные горные травники, часть лугостепей, настоящие степи, фрагменты трагакантников).
4. Дауроманьчжурская гемиксерофильно-лесная фратрия (березняки с неморальными элементами и высокотравьем, гемиксерофильные листопадные ред-

колесья, кустарники, восточноазиатские прерии, боры (частично), часть лугостепей?).

5. Сибирскомонгольская сухостепная фратрия (полидоминантные степи, пустынные степи, криомезофильные травяные ковры). Возможно, что к этой фратрии принадлежат реликтовые крупнозлаковники МНР.

6. Высокоазиатская криоореофитная фратрия (криоксерофильные подушечники, фрагментарно — криопетрофитон). Взаимоотношение с сибирско-монгольской фратрией требует особого анализа, как и диффренциация их роли в составе растительности Средней Азии.

7. Тураноджунгарская пустынно-фриганоидная фратрия (тураноджунгарские полукустарниковые пустыни, туранский псаммофитон, частично галофитон и тугаи).

8. Гобийская (центральноазиатская) пустынная фратрия (центральноазиатские пустыни, центральноазиатские гаммады, частично галофитон и тугаи, по-видимому, часть реликтов крупнозлаковников?).

Намеченные нами предварительные классификационные единицы, конечно, подлежат и специальному (более подробному) историческому обоснованию, которое мы рассчитываем продолжить, получив новые данные и в процессе дальнейшего исследования фитоценозов МНР, и при анализе флорогенетических связей эдификаторов и характерных видов различных синтаксонов. Само же направление флорогенетической классификации высших синтаксонов растительности представляется нам и весьма перспективным, и оправданным с практической точки зрения.

При написании данной статьи, естественно, использованы многочисленные литературные источники, из которых в списке литературы приводятся лишь важнейшие главным образом теоретические работы. Новейшая литература практически полностью вошла в «Библиографический указатель. . .» (1986). Названия растений приводятся в основном по сводке Грубова (1982).

Автор выражает глубокую признательность Е. И. Рачковской и Е. А. Волковой за обсуждение ряда положений классификации, зачастую проходившее во время полевых работ в Монголии или Средней Азии.

ЛИТЕРАТУРА

Баранов В. И. Земледельческие районы на юге Кобдоского аймака западной Монголии. Л.: Изд-во АН СССР, 1932. 79 с. (Тр. Монг. комиссии, 4). — *Библиографический* указатель литературы по результатам исследований Совместной советско-монгольской комплексной биологической экспедиции АН СССР и АН МНР. 1970—1985 / Сост. Е. П. Метельцева. М.: ИЭМЭЖ АН СССР, 1986. 178 с. — *Грубов В. И.* Конспект флоры Монгольской Народной Республики. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955. 308 с. (Тр. Монг. комиссии, 67). — *Грубов В. И.* Определитель сосудистых растений Монголии. Л.: Наука, 1982. 442 с. — *Грубов В. И.* Эндемичные виды флоры Монгольской Народной Республики. — Новости сист. высш. раст., 1984, т. 21, с. 202—220. — *Камелин Р. В.* Кухистанский округ горной Средней Азии. Ботанико-географический анализ. Л.: Наука, 1979. 117 с. (Комаровские чтения, 31). — *Комаров В. Л.* Введение к флоре Китая и Монголии. — Тр. СПб., бот. сада, 1908, т. 29, вып. 1, с. 1—176. — *Коровин Е. П.* Растительность Средней Азии и Южного Казахстана. Кн. 1—2. 2-е изд. Ташкент: Изд-во АН УзССР, 1961—1962. 452. 547 с. — *Лавренко Е. М.* Травяная растительность субтропических континентальных районов СССР. — В кн.: Вопросы географии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1956, с. 217—226. — *Лавренко Е. М.* О развитии некоторых ценотических типов флоры Древнего Средиземья в связи с альпийским орогенезом. — Тр. Ташк. гос. ун-та. Нов. сер. Ботаника, 1961, вып. 187 (38), с. 17—27. — *Лавренко Е. М.* Провинциальное разделение Центральноазиатской подобласти степной области Евразии. — Бот. журн., 1970, т. 55, № 12, с. 1734—1747. — *Лесков А. И.* Принципы естественной системы растительных ассоциаций. — Бот. журн., 1943, т. 28, № 2, с. 37—52. — *Овчинников П. Н.* О принципах классификации растительности. — Сообщ. Тадж. ФАН СССР, 1947, вып. 2, с. 18—23. — *Овчинников П. Н.* О главнейших типах древесной растительности Таджикистана. Сообщ. Тадж. ФАН СССР, 1948а, вып. 6, с. 27—29. — *Овчинников П. Н.* О типологическом расчленении травянистой растительности Таджикистана. — Сообщ. Тадж. ФАН СССР, 1948б, вып. 10, с. 27—30. — *Овчинников П. Н.* О некоторых направлениях в классификации растительности Средней Азии. — Изв. Отд. естеств. наук АН ТаджССР, 1957, вып. 18, с. 49—65. — *Овчинников П. Н.* Флороценотипы ущелья р. Варзоб и их обоснование. — В кн.: Флора и растительность ущелья реки Варзоб. Л.: Наука, 1971, с. 397—402. — *Рачковская Е. И.* Классификация пустынной растительности. — В кн.: Пустыни Заалтайской Гоби. М.: Наука, 1986, с. 96—106. — *Сочава В. Б.* Опыт филоценогенетической систематики растительных ассоциаций. — Сов. ботаника, 1944, № 1, с. 3—18. — *Сочава В. Б.* Фратрии растительных формаций СССР и их филоценогения. — ДАН СССР, 1945, т. 47, № 1, с. 60—64. — *Сочава В. Б.* Вопросы флорогенеза и филоценогенеза маньчжурского смешанного леса. — В кн.:

Матер. по истории флоры и растительности СССР. Вып. 2. М., Л.: Изд-во АН СССР, 1946, с. 283—318. — *Сочава В. Б.* Классификация и картографирование высших подразделений растительности Земли. — В кн.: Современные проблемы географии. М.: Наука, 1964, с. 167—173. — *Сочава В. Б.* Растительный покров на тематических картах. Новосибирск: Наука, 1979. 188 с. — *Сочава В. Б.* Географические аспекты сибирской тайги. Новосибирск: Наука, 1980. 256 с. — *Сукачев В. Н.* Идея развития в фитоценологии. — Сов. ботаника, 1942, № 1, с. 2—17. *Сукачев В. Н.* О принципах генетической классификации в биоценологии. — Журн. общ. биологии, 1944, т. 5, № 4, с. 213—227. — *Тахтаджян А. Л.* Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978. 247 с. — *Хильбиг В.* К развитию рудеральной растительности в МНР. — В кн.: Природные условия и биологические ресурсы Монгольской Народной Республики. М.: Наука, 1986, с. 111. — *Юнатов А. А.* Основные черты растительного покрова Монгольской Народной Республики. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1950. 223 с. (Тр. Монг. комиссии, 39). — *Юнатов А. А.* Пустынные степи Северной Гоби в Монгольской Народной Республике. Л.: Наука, 1974. 132 с. — *Hilbig W.*, *Bumzaa D.* Die Ackerunkrautvegetation der MVR. — In: Erforschung Biologischer Resoursen der Mongolischen Volksrepublik. Halle (Saale): Martin Luther Univ., 1983, S. 70—71. — *Takhtajan A.* Floristic regions of the World. Berkeley-Los Angeles. — London: Univ. Calif. Press, 1986. 522 p.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 21 IV 1987.

SUMMARY

The comparison of higher vegetation syntaxa based on florogenetic analysis of florocoenotypes (genetic vegetation types) and fratria of vegetative formations has been carried out. Twenty five florocoenotypes of zonal vegetation, seven florocoenotypes of azonal vegetation and four higher syntaxa of antropogenic vegetation have been distinguished and described in the vegetation of the Mongolian People's Republic. Singling out of eight fratria in the vegetation of Mongolia is projected. These fratria are characteristic only of the vegetation of the south Siberia, Mongolia and Central Asia and they also link the vegetation of Mongolia with different contiguous territories.

УДК 581.9 (479.25)

Г. М. Файвуш

АНАЛИЗ СПЕКТРОВ СЕМЕЙСТВ И РОДОВ ФЛОРИСТИЧЕСКИХ РАЙОНОВ АРМЕНИИ

G. M. FAJVUSH. ANALYSIS OF SPECTRA OF FAMILIES AND GENERA IN FLORISTIC REGIONS OF ARMENIA

Проведен сравнительный анализ спектров крупнейших семейств и родов 12 флористических районов Армянской ССР (Тахтаджян, 1954). Уточнена граница между Кавказской и Армено-Иранской флористическими провинциями (Тахтаджян, 1978), установлено, что Ширакский, Ереванский, Дарелегисский и Мегринский флористические районы следует относить к Армено-Иранской, а остальные — к Кавказской провинции. Показано, что Севанский флористический район состоит из двух (как минимум) равного ранга единиц флористического районирования, а Зангезурский, относительно целостности которого существуют сомнения, представляет собой единое целое.

Вопрос о положении Армении в системе ботанико-географического (и флористического) районирования Кавказа уже много лет привлекает внимание ученых (Кузнецов, 1909; Гроссгейм, 1925, 1936, 1939—1967, 1948, 1949; Гроссгейм, Сосновский, 1927; Буш, 1935; Магакьян, 1938, 1941; Тахтаджян, 1941, 1978, и др.). Однако до сих пор нет единого мнения об отнесении этой сравнительно небольшой территории к той или иной флористической провинции. Объясняется это тем, что Армения, согласно А. Л. Тахтаджяну (1978), расположена на стыке Бореального и Древнесредиземноморского подцарств в зоне интенсивного влияния Кавказского, Анатолийского и Атропатенского центров развития флоры. Как считает Тахтаджян (1978), северную часть республики следует отнести к Кавказской провинции (Бореальное подцарство), а южную — к Армено-Иранской (Древнесредиземноморское подцарство). С этим положением нельзя не согласиться, тем более что сходные тенденции прослежены многими флористами нашего века, занимавшимися вопросами ботанической географии Кавказа (А. А. Гроссгейм, А. К. Магакьян и др.). Однако более конкретное уточнение распределения территории Армении по флористическим провинциям встречает массу трудностей как объективного, так и субъективного характера.

С целью выяснения возможной принадлежности к флористическим провинциям и определения флористических связей между отдельными частями республики нами было предпринято сравнение спектров крупных семейств и родов отдельных флористических районов Армении, выделенных Тахтаджяном (1954): Верхне-Ахурянский (ВА), Ширакский (Ш), Арагацский (Ар), Лорийский (Л), Иджеванский (Ид), Апаранский (Ап), Севанский (С), Гегамский (Г), Ереванский (Ер), Дарелегисский (Д), Зангезурский (З) и Мегринский (М). Занимаясь исследованиями флоры и растительности Армении, мы не могли не обратить внимание на неоднородность некоторых из этих районов, что вызвало сомнение в их флористической целостности. Поэтому для проверки флористического единства внутри районов нами были разделены на 2 части Севанский район — выделены Арегунийское побережье (СА) и остальная часть (Св); и Зангезурский, на комплексность которого указывал А. Г. Еленевский (1965), — на северную (сЗ) и южную (юЗ) части, границу между которыми мы провели по Баргушатскому хребту. Необходимо отметить, что почти все флористические районы Армении естественные, т. е. ограничены природными рубежами, и занимают относительно

ТАБЛИЦА 1

Места (ранги) ведущих по числу видов семейств в спектрах флористических районов Армении

Семейство	Флористический район															
	ВА	Ш	Ар	Л	Ид	Ап	С	СА	Св	Г	Ер	Д	З	сЗ	юЗ	М
Asteraceae	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1
Poaceae	2	3	2	2	3	2	2	2	2	2.5	2.5	3	3	3	3	3
Fabaceae	3	2	3	3	2	3	3	3	3	2.5	2.5	2	2	2	2	2
Rosaceae	4	9	6	4	4	4	4.5	6.5	4	4	10	4	4	4	4	4.5
Scrophulariaceae	5	7	5	7.5	8	7	8	8	8	6	11	9	9	8.5	8	7
Lamiaceae	6	4	4	6	6	6	7	5	7	7	6	6	6	6	5	6
Caryophyllaceae	7	6	8	7.5	7	5	6	6.5	5	8.5	4.5	7	7	7	6.5	8
Liliaceae	8	8	9	12	9.5	9	12	12	12	10	7	10	10	10	10	9
Brassicaceae	9	5	7	5	5	8	4.5	4	6	5	4.5	5	5	5	6.5	4.5
Apiaceae	10	10	10.5	9	9.5	10	11	9	11	8.5	9	8	8	8.5	9	10
Ranunculaceae	11	12	10.5	11	11	11	10	10	10	11	14	11.5	11	11	11	12
Boraginaceae	12	11	12	13	13	12	13	11	13	12	12	11.5	12	12	12.5	11
Cyperaceae	13	14	13	10	12	13	9	13	9	13	13	13	13	13	12.5	13.5
Chenopodiaceae	14	13	14	14	14	14	14	14	14	14	8	14	14	14	14	13.5

сравнимые по величине площади, а также вполне сравнимы по видовому богатству. Большинство районов при этом охватывает почти все высотные пояса, представленные в Армении (только Ар, Г и С не имеют нижнего горного, а Ер — альпийского пояса).

При изучении состава флор отдельных районов были использованы гербарные материалы, хранящиеся в Гербарии Института ботаники АН АрмССР (ERE), и личные сборы, а также литературные данные, начиная с работ «Флора Армении» (1954—1980), P. H. Davis (1965—1985), K. H. Rechinger (1963—1980), А. А. Гроссгейма (1939—1967) и кончая исследованиями, посвященными отдельным флористическим районам, их частям или типам растительности (Еленевский, 1965; Тахтаджян, Федоров, 1972; Барсегян, 1982; Сагателян, 1983; Файвуш, 1983; Балоян, 1985; Ханджян, 1985, и др.). Кроме того, были использованы работы по отдельным семействам и родам (Габриэлян, 1963; Цвелев, 1976; Таманян, 1979; Оганесян, 1982; Gabrieljan, Greuter, 1984; Аветисян, 1985, и др.). Трудность заключалась в том, что часть семейств еще не обработана для «Флоры Армении», а это, вполне возможно, привело к некоторому завышению числа видов в них; с другой стороны, часть обработок из первых томов уже устарела и пришлось их дополнять новыми материалами. Но в целом это все не должно существенным образом сказаться на спектрах крупных семейств и родов.

В результате исследования были составлены спектры семейств по отдельным флористическим районам Армении (табл. 1). По всем флористическим районам Армении в число 11 крупнейших вошло 14 семейств, поэтому в приведенных спектрах первые 11 мест указываются точно, а остальные 3 — относительно.

Как видно из табл. 1, спектры семейств разных районов довольно близки. Разница в основном заключается в некотором понижении или повышении роли того или иного семейства. Так, первые

3 места во всех спектрах занимают крупнейшие в Голарктике семейства *Asteraceae*, *Poaceae* и *Fabaceae*. При этом сложноцветные везде располагаются на первом месте, а преобладание злаков над бобовыми характерно для флор северных (кроме Иджеванского) флористических районов Армении. Интересно отметить, что в центральной части республики (Г, Ер, Ар) эти 2 семейства представлены почти равным числом видов. Вообще же, более высокое положение бобовых в спектре характерно для флор Средиземноморья (Толмачев, 1974, 1986).

Располагающиеся на последующих местах в спектре семейства сильнее отражают специфические особенности флор конкретного района. Так, более высокое положение разоцветных характерно для районов с лучшей представленностью лесов и отчасти высокогорий. Разнообразие крестоцветных и губоцветных характерно для более аридных частей республики. Естественно, что осоковые и лютиковые лучше представлены в районах, богатых водно-болотными местообитаниями. Очень интересно, что 8-е место в спектре Ереванского флористического района занимает сем. *Chenopodiaceae*. Это связано прежде всего с обилием здесь пустынных и засоленных местообитаний и указывает на тесную связь флоры района с флорами пустынь Ирано-Турана.

Для более четкого и конкретного выявления сходства и различия спектров семейств была проведена их статистическая обработка с использованием коэффициента ранговой корреляции Спирмена ρ_s (Шмидт, 1984). Эти коэффициенты между спектрами всех районов приведены в табл. 2. Как известно, коэффициент Спирмена имеет значения от -1 до $+1$; чем он больше, тем больше сходство между спектрами (далее везде величина коэффициента была умножена на 1000, т. е. опущен 0 целых).

Как видно из данных табл. 2, наибольшее сходство отмечается между спектрами Дарелегисского и Зангезурского районов (999), т. е. почти полное их совпадение, или между Дарелегисским и северной частью Зангезурского района (998). Наименьшее сходство с другими отмечено для спектра Ереванского района (максимальное значение $\rho_s=874$ с Ширакским районом). Интересно большое сходство спектров северной и южной частей Зангезурского района ($\rho_s=990$), исходя из которого у нас пока нет оснований для его разделения. В то же время ρ_s между Арегунийской частью Севанского района и его остальной частью значительно меньше (917), чем между ними и другими районами (СА—сЗ—963, Св—Л — 968), что подтверждает комплексность и неоднородность этого района.

Исходя из табл. 2 методом «максимального корреляционного пути» (Шмидт, 1984) был построен дендрит (рис. 1), который показывает, между какими районами наблюдается наибольшее сходство спектров. В общем, по дендриту не

ТАБЛИЦА 2

Матрица коэффициентов ранговой корреляции ρ_s Спирмена, характеризующих степень сходства структуры ведущих по числу видов семейств сравниваемых флор

	Ш	Ар	Л	Ид	Ап	С	СА	Св	Г	Ер	Д	З	сЗ	юЗ	М
ВА	877	968	891	931	978	854	867	873	941	678	906	908	920	947	932
Ш	—	939	839	908	899	815	923	802	885	874	902	899	906	914	934
Ар		—	912	941	950	874	925	871	950	714	913	914	928	950	950
Л			—	971	913	978	948	968	958	696	954	957	961	962	933
Ид				—	959	948	949	942	976	767	985	988	992	990	981
Ап					—	904	915	873	941	747	946	947	955	976	943
С						—	—	—	913	689	914	920	—	—	897
СА							—	917	938	768	958	—	963	951	959
Св								—	899	676	906	—	920	934	881
Г									—	707	970	971	978	966	980
Ер										—	781	775	772	759	780
Д											—	999	998	985	975
З												—	—	—	971
сЗ													—	990	979
юЗ														—	967

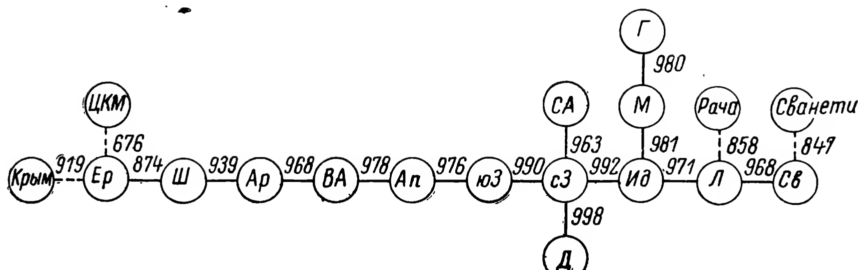


Рис. 1. Дендрит, отражающий степень сходства структуры ведущих по числу видов семейств во флорах флористических районов Армении.

Цифры у линий — коэффициенты ранговой корреляции Спирмена; обозначения районов даны в тексте; то же на остальных рисунках.

видна возможность четкого разграничения территории республики на 2 (или больше) части. Однако здесь хорошо заметно, как явно отличается от других Ереванский район, — что довольно тесно связаны между собой Зангезурский-Иджеванский и Арагацский, Верхне-Ахурянский и Апаранский районы. Очень интересно и неожиданно большое сходство спектров Иджеванского, Мегринского и Гегамского районов, даже большее, чем между Иджеванским и Лорийским районами. Особенно характерна тесная связь между северной частью Зангезурского и Дарелегисским районом.

На следующем этапе обработки данных были построены корреляционные плеяды (Шмидт, 1984). Первым же шагом повышения уровня связи с 875 до 876 от общей плеяды отщепляется Ереванский флористический район. При дальнейшем повышении уровня связи до 942 отщепляется Ширакский, а затем при 970 — Арагацский и обе части Севанского района (рис. 2). Далее, как видим, при уровне связи 980 остаются связанными между собой Гегамский—Мегринский—Иджеванский—Зангезурский—Дарелегисский районы. Флористическое сходство Иджеванского и Зангезурского и Иджеванского и Мегринского районов уже неоднократно отмечалось в литературе (Габриэлян, 1959, 1964; Габриэлян, Еленевский, 1960, и др.), но высокий уровень связи между Мегринским и Гегамским районами очень интересен. Поэтому нами были изучены спектры семейств разных высотных поясов Мегринского района. Выяснилось, что высокое значение коэффициента ранговой корреляции получается исключительно благодаря сходству среднего и верхнего горных поясов Мегринского района с Гегамским (в котором, кстати, нижний горный пояс вообще не представлен), спектры же предгорий и нижнего горного пояса Мегринского района более близки спектрам Ширакского и Ереванского районов.

Далее, как видим из рис. 2, прочные связи сохраняются между Иджеванским, Зангезурским и Дарелегисским районами, а самый высокий уровень связи, как уже отмечалось выше, — между Дарелегисским и северной частью Зангезурского района.

Мы также подсчитали коэффициенты ранговой корреляции между спектрами наших районов и имевшимися у нас спектрами 4 районов других областей СССР (Кавказ, Крым, Средняя Азия) — флоры района Рача-Лечхуми, расположенного в Западном Закавказье (Гагнидзе, Кемулярия-Натадзе, 1985); района Сванети-Западный Кавказ (Гагнидзе и др., 1985); равнинной части степного Крыма (Рубцов, Привалова, 1964); Центрально-Казахстанского мелкосопочника (Карамышева, Рачковская, 1973). Эти данные приведены в табл. 3 и отражены на рис. 1. Спектры районов Рача-Лечхуми и Сванети наиболее близки спектрам Лорийского района, южной и юго-западной части Севанского (Св), Гегамского, Верхне-Ахурянского и южной части (!) Зангезурского района. Спектр равнинной части степного Крыма наиболее близок спектру Ереванского района, даже значительно ближе, чем спектры других районов Армении. Объяснить такой высокий коэффициент можно, очевидно, только полиморфизмом сем. *Chenopodiaceae* в Крыму и Ереванском районе и его отсутствием среди крупных семейств других районов Армении. Сходство же его со спектром Ширакского района, скорее всего, более естественное и объясняется преимущественно степным характером растительности этого района Армении.

Рис. 2. Наложенные на карту Армении плеяды, соединяющие наиболее сходные по спектрам семейств флористические районы Армении.
Сплошная линия — $\rho_s \geqslant 0.991$, *пунктирная* — $\rho_s \geqslant 0.980$.

Не вызывает удивления также и большая близость спектра Центрально-Казахстанского мелкосопочника (ЦКМ) спектру Ереванского района, и в то же время несколько странно сходство спектров ЦКМ и Севанского района. Характерно, что при разделении Севанского района на 2 части (СА и Св) их спектры уже не так близки спектру ЦКМ.

Как известно, набор из 10 крупнейших по числу видов семейств весьма четко характеризует принадлежность данной флоры к определенной флористической области (Толмачев, 1970, 1974, 1986). При этом, обладая определенной консервативностью, систематическая структура достаточно крупных флор в пределах одной и той же флористической области имеет сходный характер (Шмидт, 1984).

В результате сравнительного анализа спектров крупных семейств флористических районов Армении можно сделать следующие выводы.

Спектры крупных семейств флористических районов Армении в достаточной мере сходны между собой и по набору семейств больше тяготеют к спектрам Древнесредиземноморского, чем Бореального подцарства (Толмачев, 1974, 1986; Камелин, 1973). Это может служить основанием для предположения об общности происхождения и сходства путей формирования их флор.

При изучении спектров семейств флористических районов Армении выяснилась большая оригинальность флоры Ереванского района, что связано с обилием здесь специфичных местообитаний; при этом отмечено значительно большее сходство его спектра со спектром равнинной части степного Крыма, чем со спектрами других флористических районов республики. Проявилась комплексность Севанского флористического района, состоящего из 2 (как минимум), значительно меньше связанных между собой, чем с другими районами, частей (СА и Св). В то же время Зангезурский район по этим спектрам представляет единое целое.

Если, как уже отмечалось выше, спектры семейств — более консервативная структура флоры и отражают более древние ее черты, то спектры крупных родов рельефнее характеризуют современное ее состояние. Нами были составлены спектры крупных родов всех флористических районов Армении (табл. 4).

Набор ведущих по числу видов десяти родов во флористических районах Армении значительно более разнообразен, чем набор семейств, и включает 24 рода (как и в спектрах семейств точное место в спектре указывается только для первых 10 родов, остальные 14 мест — относительные).

ТАБЛИЦА 3

Коэффициенты ранговой корреляции Спирмена между спектрами семейств флористических районов Армении и некоторых районов СССР

	ВА	Ш	Ар	Л	Ид	Ап	С	СА	Св	Г	Ер	Д	З	сЗ	юЗ	М
Рача	800	605	729	858	791	759	824	704	838	804	444	749	750	755	796	744
Сванети	739	526	696	829	725	730	834	677	847	751	359	676	678	691	713	667
Крым	598	851	685	679	700	682	643	797	616	684	919	746	735	730	709	741
ЦКМ	455	547	477	653	623	552	680	581	662	614	676	616	609	612	575	621

ТАБЛИЦА 4

Места (ранги) ведущих по числу видов родов в спектрах флористических районов Армении

Род	Флористический район														
	ВА	Ш	Ар	Л	Ид	Ап	С	СА	Св	Г	Ер	Д	З	сЗ	юЗ	М
Carex	1	17.5	2.5	1	1	5	1	4.5	1	12	7	7	2	6.5	2.5	18.5
Ranunculus	2	7.5	5.5	4	11.5	11	4	7	3	5.5	14.5	7	5	3	12	17
Centaurea	5	2	7.5	5.5	6.5	3.5	5	3	9.5	16	3.5	2	5	2	6	12.5
Silene	5	3	12.5	5.5	6.5	1.5	3	2	4	8	5.5	3	7.5	4.5	5	4
Astragalus	5	1	1	2.5	3	6	2	1	2	1	1	1	1	1	1	1
Trifolium	5	5.5	4	9.5	4.5	9	8	9	5	5.5	12.5	12	5	4.5	4	2.5
Allium	5	4	15.5	20.5	10	9	16	18.5	12.5	16	5.5	4	9	11.5	8	5
Senecio	9	19.5	21	18	23	15.5	13.5	14	11	20.5	23	22	24	23	24	24
Alchemilla	9	21	12.5	14.5	8.5	23	9.5	18.5	7.5	16	24	24	18.5	16.5	21.5	22.5
Veronica	9	5.5	2.5	2.5	4.5	1.5	6	4.5	6	3	8	5	12.5	14.5	8	6
Scrophularia	12	17.5	7.5	18	18.5	18.5	18.5	12	17	4	16.5	16	21.5	19.5	21.5	8
Poa	12	10	15.5	18	18.5	18.5	21.5	21	19.5	10.5	18	23	18.5	19.5	14.5	22.5
Campanula	12	13	17.5	14.5	18.5	13	18.5	15.5	12.5	8	20.5	18.5	23	22	21.5	18.5
Euphorbia	16	10	21	14.5	13.5	21.5	13.5	12	14.5	24	3.5	16	14.5	14.5	10	10
Vicia	16	22	21	9.5	2	13	16	12	17	16	9	18.5	3	6.5	2.5	2.5
Geranium	16	16	21	12	11.5	15.5	16	18.5	14.5	20.5	19	20.5	12.5	13	8	20.5
Galium	16	15	9.5	9.5	15	18.5	11.5	9	19.5	2	12.5	12	20	19.5	18	15
Verbascum	16	7.5	9.5	14.5	18.5	13	21.5	18.5	21	16	10	12	14.5	16.5	12	8
Cirsium	20	10	12.5	7	13.5	9	11.5	15.5	9.5	16	20.5	16	16	11.5	12	11
Gagea	20	19.5	12.5	20.5	21.5	18.5	23	24	23	16	11	9.5	21.5	24	21.5	15
Potentilla	20	13	5.5	9.5	21.5	21.5	7	9	7.5	10.5	22	20.5	11	9.5	16	20.5
Rosa	22	13	21	22.5	16	7	20	22	17	22	14.5	14	10	9.5	18	15
Orobanche	23	23	17.5	22.5	8.5	3.5	9.5	6	22	23	2	9.5	7.5	8	14.5	12.5
Pyrus	24	24	24	24	24	24	24	23	24	8	16.5	7	17	19.5	18	8

Родовые спектры флористических районов Армении значительно больше различаются между собой, чем спектры семейств (табл. 4). Но и здесь сразу бросаются в глаза некоторые закономерности. Так, во всех районах Южной Армении, а также Ширакском, Арагацском и Арегунийской части Севанского района (СА) 1-е место в спектре занимает крупнейший в Ирано-Туране род *Astragalus*, в спектрах остальных районов он располагается несколько ниже (самое низкое место — 6-е — в Апаранском районе). Далее, хорошо выделяется группа районов (Верхне-Ахурянский, Лорийский, Иджеванский, Севанский и Св), где 1-е место занимает род *Carex*, — и также целая группа районов, для которых он существенно менее характерен (Ширакский, Мегринский, Гегамский, Ереванский, Дарелегисский). Для остальных родов картина выглядит значительно запутаннее. Так, род *Ranunculus*, с одной стороны, занимает более высокие места в спектре районов, где лучше представлены мезофильные местообитания (Верхне-Ахурянский, Лорийский, Св), а с другой — в не менее мезофильной южной части Зангезура он только на 12-м месте, а в более сухой северной — на 3-м. Род *Centaurea* наиболее характерен для Ширакского, Дарелегисского, Ереванского, северной части Зангезурского и Арегунийской части Севанского района, т. е. для более аридных районов, и в то же время мало характерен для Мегринского. Для рода *Silene*, максимум видового разнообразия которого приходится на Переднюю Азию, место в спектре явно определяет аридность района. Очень интересно положение в спектрах рода *Pyrus* — во всей Северной Армении он занимает последние места, а в Гегамском, Дарелегисском и Мегринском районах входит в число крупнейших родов. Интересное явление отмечено для рода *Scrophularia*. Хотя, как было установлено ранее (Габриэлян, Файвуш, 1986), число видов по флористическим районам Армении в этом роде возрастает с севера на юг и с запада на восток с максимумом видового разнообразия в Мегринском районе, самое высокое место в спектре этот род занимает в Гегамском районе. Остальные роды или в основном располагаются в средних частях спектров районов (*Trifolium*, *Allium* и др.), или только в спектрах одного-двух районов занимают очень высокие места (*Orobanche*, *Galium* и др.), но мало характерны для других районов.

В целом все родовые спектры флористических районов Армении, на первый взгляд, можно разделить на 2 группы — более обычные (Ширакский, Арагацский, Верхне-Ахурянский, Лорийский, Дарелегисский, Зангезурский, Мегринский и др.) и довольно оригинальные (Апаранский, Гегамский, Ереванский). Отчасти это впечатление подтвердится последующим анализом, но будет показана и его явная неточность в отношении спектров Ширакского и Мегринского районов.

Итак, охватить сразу все спектры и вычленить их наиболее характерные черты, а также сгруппировать по ним районы очень трудно. Поэтому нам и здесь пришлось прибегнуть к методам статистики. Так же как и для спектров семейств, были подсчитаны коэффициенты ранговой корреляции Спирмена между отдельными районами (табл. 5). Видно, что из-за большего разнообразия спектров величины коэффициентов значительно меньше, чем для спектров семейств. Максимум сходства спектров отмечен для Иджеванского и южной части Зангезурского района, что, как уже указывалось выше, не очень удивительно. Относительно высокое сходство спектров отмечено также для Лорийского и Севанского (Л-Св) и для обеих частей Зангезурского районов. Минимальное же сходство выявлено между Гегамским и Ереванским районами, а также между Ереванским-Зангезурским, Апаранским-Гегамским и Св-Мегринским.

Исходя из табл. 5 был построен дендрит (рис. 3), в котором в отличие от спектров семейств четко выделяются 3 группы районов (это подтверждается и при построении корреляционных плеяд): Ер-Д, Ид—юЗ—сЗ и СА—Л—Св—ВА. Кроме того, в дендрите сразу обращает на себя внимание изолированное положение Ширакского района, объяснить которое можно, очевидно, только его расположением на крайнем северо-западе Армено-Иранской провинции (Файвуш, 1983, 1986) и соответственно более сильным влиянием на него как Анатолийской, так и Кавказской флоры. Следует указать, что и по спектру семейств флора Ширакского района оказывается довольно оригинальной, но

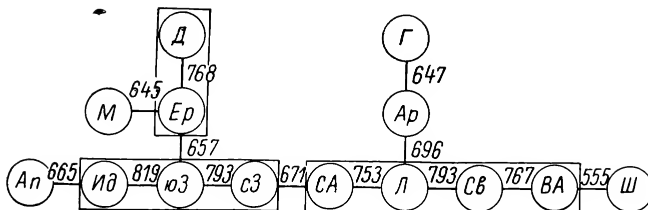


Рис. 3. Дендрит, отражающий степень сходства структуры ведущих по числу видов родов во флорах флористических районов Армении.

Цифры у линий — коэффициенты ранговой корреляции Спирмена.

сам спектр более сходен со спектром Ереванского флористического района (Армено-Иранская провинция), родовой же спектр наиболее близок спектру Верхне-Ахурянского района (Кавказская провинция).

Кроме Ширакского, относительно изолированное положение в дендрите занимают Мегринский (можно объяснить его наибольшей близостью из всех районов Армении Атропатенской флоре) и Гегамский районы. Последний хотя и расположен в Центральной Армении, но имеет чрезвычайно своеобразную флору.

При построении корреляционных плеяд (рис. 4), как и следовало ожидать исходя из дендрита, с первыми же шагами повышения уровня связи отщепляются Ширакский, Мегринский и Гегамский районы. Затем от остальных отщепляется группа Ер—Д с высоким коэффициентом ранговой корреляции между ними. При последующих шагах от общей плеяды отделяются Апаранский и Арагацский районы. Наконец, при уровне связи 697 мы видим 3 группы районов, отмеченные нами при характеристике дендрита, — они образованы 2 цепочками (Ер—Д и ВА—Св—Л—СА) и треугольником (Ид — сЗ, юЗ).

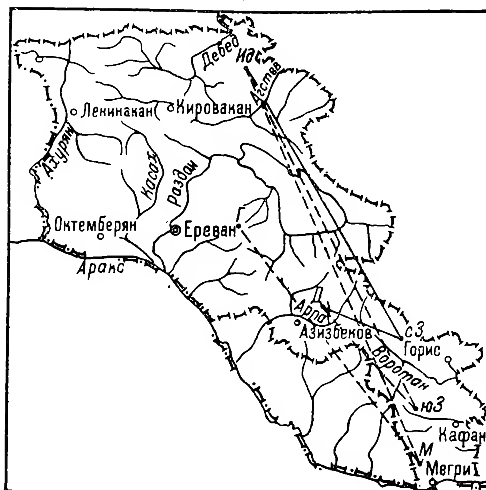
Таким образом, проведя сравнительный анализ спектров крупных семейств и родов флористических районов Армении, мы пришли к следующим выводам. Спектры семейств флористических районов Армении сходны между собой и по набору семейств больше тяготеют к спектрам Древнесредиземноморского, чем Бореального подцарства. Это может служить основанием для предположения об общности происхождения — как во времени и пространстве, так и в путях становления флор этих районов. В то же время родовые спектры, лучше

ТАБЛИЦА 5

Матрица коэффициентов ранговой корреляции ρ Спирмена, характеризующих степень сходства структуры ведущих по числу видов родов сравниваемых флор

	Ш	Ар	Л	Ид	Ап	Св	СА	С	Г	Ер	Д	сЗ	юЗ	З	М
ВА	555	567	608	564	422	767	555	629	395	244	362	424	467	400	111
Ш	—	515	519	370	523	529	435	427	328	407	506	497	536	401	314
Ар		—	696	431	366	595	5699	655	647	237	437	414	370	376	203
Л			—	647	464	793	753	809	467	247	333	591	652	534	185
Ид				—	665	589	651	697	134	587	428	748	819	785	448
Ап					—	457	606	555	072	588	637	642	598	628	405
Св						—	658	—	346	079	257	608	499	—	067
СА							—	—	398	530	502	671	570	—	320
С								—	298	349	415	—	—	631	119
Г									—	006	342	089	137	065	310
Ер										—	768	529	657	629	645
Д											—	509	517	553	612
сЗ												—	793	—	419
юЗ													—	—	581
З														—	466

ис. 4. Наложенные на карту Армении плеяды, соединяющие наиболее сходные по спектрам родов флористические районы Армении. *Сплошная линия* — $\rho_s \geqslant 0.697$, *пунктирная* — $\rho_s \geqslant$ $\geqslant 0.672$.



отражая современное состояние флор, указывают на возможность разделения территории Армении на 2 части — первая (Верхне-Ахурянский, Арагацский, Лорийский, Иджеванский, Апаранский, Севанский, Гегамский, Зангезурский флористические районы) относится, по всей видимости, к Кавказской провинции, вторая (Ширакский, Ереванский, Дарелегисский, Мегринский районы) — к Армено-Иранской (по Тахтаджяну, 1978).

Можно с достаточной вероятностью утверждать, что Севанский район состоит из 2 (как минимум) равного ранга единиц флористического районирования. В то же время Зангезурский район, на комплексность и неоднородность которого имеются указания в литературе, по нашим данным представляет собой единое целое.

К сожалению, отсутствие региональных флористических сводок по относительно небольшим районам сопредельных с Арменией территорий затрудняет установление связей отдельных районов Армении с флорами подобных районов Грузии, Азербайджана, Турции, Ирана.

ЛИТЕРАТУРА

Аветисян В. Е. Крестоцветные (сем. *Brassicaceae*) Кавказа. — В кн.: Флора, растительность и растительные ресурсы Армянской ССР. (Сб. тр. Арм. отд. ВБО). Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1985, вып. 9, с. 5—33. — *Балоян С. А.* Флора и растительность альпийского пояса горы Арагац (Армянская ССР): Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Ереван, 1985. 20 с. — *Барсегян А. М.* Водно-болотная флора и растительность Армении: Автореф. дис. . . . д-ра биол. наук. Ереван, 1982. 24 с. — *Буш Н. А.* Ботанико-географический очерк Кавказа. М.; Л.: АН СССР, 1935. 107 с. — *Габриэлян Э. Ц.* О новых флористических находках злаков из Армении. — Изв. АН АрмССР. Биология, 1959, т. 12, № 4, с. 17—20. — *Габриэлян Э. Ц.* О видах рода *Colpodium* Trin. в Армении. — Изв. АН АрмССР. Биология, 1963, т. 16, № 1, с. 75—80. — *Габриэлян Э. Ц.* О новых и критических видах флоры Армении. — Изв. АН АрмССР. Биология, 1964, т. 17, № 5, с. 77—84. — *Габриэлян Э. Ц., Еленевский А. Г.* Некоторые замечательные черты флоры и растительности горы Хуступ (Зангезур). — Изв. АН АрмССР. Биология, 1960, т. 14, № 1, с. 41—47. — *Габриэлян Э. Ц., Файвуш Г. М.* Ботанико-географический анализ армянских видов рода *Scrophularia* (*Scrophulariaceae*). — Биол. журн. Арм., 1986, т. 39, № 2, с. 170—173. — *Гагнидзе Р. И., Кемулария-Натадзе Л. М.* Ботаническая география и флора Рача-Лечхуми. Тбилиси: Мецниереба, 1985, 148 с. — *Гроссгейм А. А.* Опыт деления Южного Закавказья на флористические провинции. — Журн. Рус. бот. об-ва, 1925, вып. 9, с. 83—100. — *Гроссгейм А. А.* Анализ флоры Кавказа. Баку: Азерб. фил. АН СССР, 1936. 257 с. — *Гроссгейм А. А.* Флора Кавказа. М.; Л., 1939—1967, т. 1—7. — *Гроссгейм А. А.* Растительный покров Кавказа. М.: МОИП, 1948. 267 с. — *Гроссгейм А. А.* Определитель растений Кавказа. М.: Сов. наука, 1949. 748 с. — *Гроссгейм А. А., Сосновский Д. И.* Опыт ботанико-географического районирования Кавказского края. Тифлис, 1927. 60 с. — *Еленевский А. Г.* Флора Зангезура и некоторые вопросы истории флоры Закавказья: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. М., 1965. 26 с. — *Камелин Р. В.* Флорогенетический анализ естественной флоры горной Средней Азии. — Л.: Наука, 1973. 355 с. — *Карамышева З. В., Рачковская Е. И.* Ботаническая география степной части Центрального Казахстана. Л.: Наука, 1973. 279 с. — *Кузнецов Н. И.* Принципы деления Кавказа на ботанико-географические провинции. — Зап. СПб АН, 1909, т. 24, вып. 1. 174 с. — *Магакьян А. К.* К вопросу о ботанико-географическом районировании территории АрмССР. — Сб. тр. Бот. об-ва АрмССР и Арм. фил. АН СССР, 1938, вып. 1, с. 7—21. — *Магакьян А. К.* Растительность Армянской ССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1941. 276 с. — *Оганесян М. Э.* Систематика представителей родов *Campanula* L. и *Symphyandra* A. DC. Южного Закавказья: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Ереван, 1982. 26 с. — *Рубцов Н. И., Привалова Л. А.* Флора Крыма и ее географические связи. — Тр. Никитск. бот. сада, 1964, т. 37, с. 16—36. — *Сагателян А. А.* Флора и растительность Мегринского района Армянской ССР: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Ереван, 1983. 20 с. — *Таманян К. Г.* Кавказские представители рода *Asparagus* L.: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1979. 20 с. — *Тахтаджян А. Л.* Ботанико-географический очерк Арме-

нии. — Тр. Бот. ин-та Арм. фил. АН СССР, 1941, т. 2. 179 с. — *Тахтаджян А. Л.* Карта районов флоры Армянской ССР. — В кн.: Флора Армении. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1954, т. 1, с. 3. — *Тахтаджян А. Л.* Флористические области Земли. Л.: Наука, 1978. 247 с. — *Тахтаджян А. Л.*, *Федоров Ан. А.* Флора Еревана. Л.: Наука, 1972. 394 с. — *Толмачев А. И.* О некоторых количественных соотношениях во флорах земного шара. — Вестн. ЛГУ, 1970, № 3, с. 3—74. — *Толмачев А. И.* Введение в географию растений. Л.: Изд-во ЛГУ, 1974. 244 с. — *Толмачев А. И.* Методы сравнительной флористики и проблемы флорогенеза. Новосибирск: Наука, 1986. 197 с. — *Файвуш Г. М.* Флора и растительность Ширака (Армянская ССР): Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Ереван, 1983. 23 с. — *Файвуш Г. М.* Сравнительный анализ флор Ширакского и Верхне-Ахурянского флористических районов Армении. — Бот. журн., 1986, т. 71, № 10, с. 1348—1353. — *Флора* Армении. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1954—1980, т. 1—7. — *Ханджян Н. С.* Конспект флоры бассейна реки Мармарик (Армянская ССР). — В кн.: Флора, растительность и растительные ресурсы Армянской ССР. (Сб. тр. Арм. отд. ВБО). Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1985, вып. 9, с. 62—81. — *Цвелев Н. Н.* Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 787 с. — *Шмидт В. М.* Математические методы в ботанике. Л.: Изд-во ЛГУ, 1984. 288 с. — *Davis P. H.* Flora of Turkey and East Aegean Islands. Edinburgh, 1965—1985, vol. 1—10. — *Gabrieljan E. C.*, *Greuter W.* A revised catalogue of the Pteridophyta of the Armenian SSR. — Willdenowia, 1984, N 14, p. 145—158. — *Rechinger R. H.* Flora Iranica. Graz, 1963—1980.

Институт ботаники АН АрмССР,
Ереван.

Получено 23 I 1987.

S U M M A R Y

Comparative analysis of spectra of the largest families and genera of 12 floristic regions of Armenia has been carried out. The border between Caucasus and Armeno—Iranian floristic provinces has been specified. It is established that Shirak, Erevan, Daralaghez and Megri floristic regions should be considered as Armeno—Iranian, but the rest should belong to the Caucasian province. As shown, the Sevan floristic region consists of at least two units of floristic regioning of equal rank, and Zangezur region is a single entity, although there was some doubt of its integrity.

УДК 005.581.5 : 633.2.03

К. А. Куркин

ОПЫТ ЭКОЛОГИЧЕСКОЙ КЛАССИФИКАЦИИ РАСТИТЕЛЬНОСТИ ПОЙМЕННЫХ ЛУГОВ. ОБОСНОВАНИЕ ЛАНДШАФТНО-ЭКОЛОГИЧЕСКИХ КЛАССИФИКАЦИЙ (ПО ЧАСТЯМ ПОЙМЫ)

K. A. KURKIN. AN ATTEMPT OF ECOLOGICAL CLASSIFICATION OF FLOOD PLAIN MEADOW VEGETATION. COMMUNICATION I. SUBSTANTIATION OF LANDSCAPE-ECOLOGICAL CLASSIFICATION ACCORDING TO FLOODPLAIN PARTS

Экологическая классификация растительности пойменных лугов (НЧЗ РСФСР) сводится к ее экологической ординации по синфакторным осям сопряжения и наибольшего варьирования параметров длительности затопления, увлажнения, аллювиальности, $pH_{сол}$ и механического состава почв. В основу классификации положена экологическая ось длительности затопления, и в соответствии с ее градациями выделены классы и ступени. Каждая ступень длительности затопления разделяется на типы по градиентам других синфакторных параметров, играющих роль экологических осей второго и третьего порядков. При переходе от одного типа ландшафта к другому число и содержание синфакторных экологических осей изменяются. В связи с этим на первом этапе разрабатываются классификации по ландшафтным частям поймы. Однако они являются лишь средством выделения реальных первичных единиц, используемых далее для синтеза экологической классификации растительности пойменных лугов в целом.

При классификации любых объектов должны выделяться таксоны, отвечающие критериям инвариантности и максимальной содержательности, с тем чтобы превратить классификацию таксонов в классификацию всей суммы накапливающихся знаний о каждом из них (Мейен, Шрейдер, 1976). Тогда, определив по внешним визуальным признакам объекта тот таксон, к которому он относится, мы узнаем не только его название, но и всю совокупность специфических именно для него особенностей местоположения («адрес»), свойств, связей, реакций, флуктуаций и модификаций, а в практическом аспекте — возможностей и конкретных технологий его рационального использования и преобразования в желательных для нас направлениях.

Луговая растительность экологична, «экотопична»: ее приуроченность и разнообразие, состав и строение, а также динамика в основном обусловлены внешними экологическими факторами, экотопами. Поэтому экологическое направление в классификации лугов в настоящее время признается основополагающим (Раменский, 1938; Лавренко, 1959; Соболев, 1961, 1978; Ниценко, 1961; Куркин, 1965, 1971; Прокопьев, 1980), а качество классификаций предлагается оценивать степенью их «экологичности» (Миркин, 1985).

Динамичность луговых фитоценозов создает при классификации проблему выявления их экологических инвариантов. Она может быть решена на базе понятия «узловых ценозов» (Работнов, 1955; Куркин, 1965; Шлютер, 1981, и др.), каждый из которых более или менее однозначно индицирует соответствующий ему экотоп. Поскольку луговая растительность представлена не только узловыми, но также и временными ценозами различного происхождения, все выделяемые синтаксоны должны характеризоваться и диагностиро-

ваться двояко: параметрами и узловых ценозов, и соответствующих им экотопов. Тогда по параметрам экотопов можно будет временные ценозы (модификации, флуктуации) относить к соответствующим узловым. Принципы эти сформулированы уже давно. Признается также необходимость создания последовательно экологических классификаций лугов (Раменский, 1938; Соболев, 1961, 1975, 1978; Миркин, 1965, 1968; Куркин, 1965, 1971; Цаценкин, 1971, и др.) и разработки на их основе экологических карт (Сочава, 1965, 1974, 1979; Фосберг, 1967; Шлютер, 1976; Заруцкая, Котова, 1981). Однако пока таких классификаций нет. Нет и методики их построения.

В существующих подходах к классификации есть лишь «рациональные зерна», которые могут быть использованы при конструировании последовательно экологических классификаций. Так, топологические классификации сводятся к классификации местоположений, оставляя связь ценозов с экотопами вне поля зрения (Раменский, 1953; Шенников, 1958; Миркин, 1975). Но в них ценен ландшафтный подход: характеризуя таксоны положением в рельефе, они дают им инвариантные «адреса», которые косвенно (энтопически) предопределяют и характер растительности. Важно то, что эти адреса сохраняются при замене естественных ценозов сеяными и даже при распашке под полевые культуры (Куркин, 1965; Цаценкин, 1971; Работнов, 1976). В связи с этим топологические выделы являются хорошей инвариантной «канвой» для систематизации наших знаний о лугах. Поэтому в ряде случаев целесообразно взять топологические классификации за основу, а их крупные выделы разделять далее по экологическим критериям, насыщая их ботаническим содержанием (Куркин, Крылова, 1978). Шагом в этом направлении является классификация ВНИИ кормов (Классификация . . ., 1976), доведенная до подклассов.

Ботанические классификации характеризуют растительность исходя из признаков самой растительности. При этом различают доминантный и флористический подходы. Преимущество доминантного подхода заключается в его простоте, возможности выделять таксоны прямо в поле, обходиться неполными видовыми списками, в физиономичности, аспективности выделяемых единиц, возможности опознания их дистанционно, что особенно ценно при картировании (Лавренко, 1982). На основе доминантного подхода мы можем дать как ценотическую, так и кормовую характеристику выделяемым таксонам и даже рекомендации по улучшению (Куркин, Крылова, 1978). Однако доминантная классификация А. П. Шенникова является экологической лишь на уровне самых крупных таксонов (классов формаций), а уже начиная с групп формаций и ниже, она свою экологичность утрачивает. Но доминантный принцип плох не сам по себе, а тем, что применяется «не с того конца»: сначала по доминантам выделяются таксоны, а затем «задним числом» пытаются «приписать» им какую-то экологическую характеристику. Если в случае стенотопных доминантов это удается, то в случае доминирования эвритопов выделяемые по ним таксоны экологически оказываются весьма неопределенными. Поэтому очевидна необходимость использования доминантов не для выделения таксонов, а лишь для их характеристики (Куркин, Крылова, 1978).

Флористические классификации не дают выделяемым таксонам ни ценотической, ни кормовой характеристики. Они малопригодны и в качестве основы для картирования. Но принято считать, что все эти недостатки компенсируются их более высокой (в сравнении с доминантными) помехоустойчивостью и экологичностью (Миркин, 1985). Однако доказать это в общей форме вряд ли возможно. И если применительно к полидоминантным и переменно-доминантным ценозам можно признать большую инвариантность флористического состава перед доминантным, то в некоторых моно- и олигодоминантных ценозах Барабы доминанты по годам стабильны, а флористический состав варьирует (Куркин, 1957, 1969, 1971, 1976). При этом флористический состав луговых ценозов весьма чувствителен к таким антропогенным воздействиям, как например внесение азотных удобрений (Velich, Strafelda, 1977; Куркин и др., 1986). Претензии на высокую экологичность флористических таксонов также чрезмерны. Сходство флористического состава само по себе еще не гарантирует экологическое сходство, поскольку флористический состав определяется не только экологическими, но также антропогенными, историческими, ценотиче-

скими и ландшафтными факторами (Куркин, 1967). Поэтому чисто флористические классификации выделяют весьма крупные таксоны, неопределенные в отношении не только своего фитоценотического содержания, но и своей экологической обусловленности. Однако и в данном случае плох не сам принцип, а то, как он применяется. В. И. Василевич (1975) справедливо отмечает, что флористический состав несет нам мало полезной (т. е. экологической) информации. Но чтобы эту информацию «отфильтровать», выделить «в чистом виде», необходимо идти не от различий флористического состава к различиям экотопов, а, наоборот, от существенных для растительности различий экотопов к различиям флористического состава.

Противники этого пути прежде всего ссылаются на уже упомянутый тезис: «классифицировать растительность по признакам самой растительности». Принцип этот сформулирован безупречно. Поэтому попытки «лобовой» его атаки (Ниценко, 1961; Марвет, 1967) успеха не имели. Однако еще Л. Г. Раменский (1952) показал, что прикрываться этим тезисом также нет оснований. Он писал: «Принципиальная установка, гласящая, что объекты каждой дисциплины следует систематизировать по признакам этих объектов, в общем виде верна. Но значит ли это, что объекты, представляющие собой часть более сложного целого, можно систематизировать без увязки с этим целым, фитоценозы без привязки к биогеоценозам? Конечно нет» (с. 188). Неправильное толкование данного тезиса родилось на почве аналогии фитоценозов с организмами: последние классифицируются по наследственным признакам, а не по приуроченности к местообитаниям. Между тем фитоценозы не имеют наследственного аппарата. Их состав в основном определяется местообитаниями. Механизмы демутации узловых ценозов заключены также не в них самих, а в тех экотопах и ландшафтах, к которым они приурочены. Поэтому, хотя классификация луговой растительности и должна строиться на ее признаках, «задаваться» эти признаки должны прежде всего соответствующими экотопами. Или иначе: в основе экологической классификации должна лежать экологическая ординация (Трасс, 1976; Уиттекер, 1980; Миркин, Наумова, 1983). Впрочем, связь «фитоценоз—экотоп» не является односторонней: не только экотоп определяет фитоценоз, но и фитоценоз (даже луговой) в какой-то мере преобразует экотоп. Кроме того, именно фитоценозы экологически «оценивают» и «опознают» различия экотопов: в одних ситуациях тонко на них реагируя, а в других — явно их «игнорируя» (Миркин, 1985). Поэтому «увязка» фитоценозов с экотопами оказывается итеративной процедурой (Василевич, 1980), при которой сначала провизорно улавливают степень дифференциации растительности по экоклину, а затем методом ординации уточняют экологически обусловленные различия фитоценозов по ступеням экоклина (Куркин и др., 1986). Взаимосвязи фитоценозов с экотопами реализуются в экологических индикаторах. Однако существующие методы их выделения требуют пересмотра.

В настоящее время популярен метод экологических групп. Но по сути дела он представляет собой лишь модификацию флористического метода. Правда, при этом учитывается не постоянство, а проективное покрытие, причем не отдельных видов, а экологических групп в целом, но сами эти группы формируются из видов, «одинаковых» по отношению ко всем факторам, причем не только экотопическим, но и антропогенным (Сабуров, 1984). Между тем в связи с экологической индивидуальностью видов в природе таких унифакторных экологических групп нет и быть не может. Поэтому не случайно их выделяют исходя из анализа не экотопов, а межвидовых сопряженностей. Притом по этим группам Д. Н. Сабуров (1984) распределяет все виды (как стенотопные, так и эвритопные). Неудивительно, что экологичность созданной на основе этих групп классификации мало чем отличается от экологичности флористических классификаций.

Как подчеркивал Раменский (1925), следует не игнорировать экологическую индивидуальность видов, а, наоборот, максимально полно ее использовать. С этой целью метод унифакторных экологических групп нами преобразован в метод однофакторных групп экологических индикаторов, выделяемых на основе прямого градиентного анализа раздельно по отношению к каждому из ведущих экологических факторов. При этом по каждому фактору индикаторы

«отфильтровываются» от экологически относительно индифферентных по отношению к нему видов.

Основанием для отказа от прямого использования параметров среды при построении классификаций является также утверждение, что разнообразие ценозов выше разнообразия среды (Номоконов, 1961; Василевич, 1966; Корчагин, 1968; Миркин, 1975; Прокопьев, 1980, и др.). Но именно поэтому и нужно при построении экологических классификаций отфильтровывать, выделять в чистом виде, экологическую составляющую разнообразия ценозов, вынося дисперсию ценозов, обусловленную прочими факторами, «за скобки».

Наконец, от разработки последовательно экологических классификаций уклоняются посредством ссылок на многочисленные трудности: выбор экологических параметров, их измерения, «привязки» ценозов к их экотопическим совокупностям (Прокопьев, 1980; Ахтямов и др., 1982; Миркин, 1985). Затруднения эти реальны, но преодолимы!

Трудность выбора экологических параметров состоит в том, что потенциальное число их неограниченно велико (Василевич, 1975, 1983а; Куркин, 1976, 1977а). Она преодолевается целевым отбором параметров на основе соответствующих критериев (Куркин, 1980). Главными критериями отбора параметров для экологических классификаций являются: 1) степень лимитирующей дискретности; 2) диапазон варьирования в пространстве; 3) степень инвариантности во времени; 4) антропогенная помехоустойчивость; 5) степень экологической синфакторности.

Степень лимитирующей дискретности оценивается резкостью экологических рубежей и определяется механизмом воздействия факторов: рубежи слабо выражены (континуальны) при трофических механизмах воздействия и скачкообразно резки при летально повреждающих пороговых воздействиях (Куркин, 1972, 1976). В связи с этим в пойме наиболее высокой лимитирующей дискретностью обладают поемность и аллювиальность, а низкой — активное богатство почвы («Б—З», по Л. Г. Раменскому).

Диапазон варьирования в пойме также максимален у поемности и аллювиальности (от полного отсутствия до максимальной выраженности), а минимален у параметров богатства почвы. Например, в Волго-Ахтубинской пойме вся амплитуда варьирования «Б—З» укладывается в пределы 12—14 ступеней (Родман, Горяинова, 1978). В Окской пойме она лишь немногим больше.

Наиболее стабильны (инвариантны во времени и устойчивы к антропогенным воздействиям) параметры механического состава почв и их гумусности. О последнем свидетельствуют данные исследований Ротамстедской станции (Работнов, 1982).

В основу экологической классификации необходимо класть ведущие экологические факторы, с изменениями которых в пространстве частично сопряжены изменения и некоторых других экологических факторов (Куркин, 1976, 1977а; Голуб и др., 1982). Градиенты таких факторов могут быть использованы в качестве экологических осей классификации. В синфакторности осей и состоит принципиальное отличие экологических классификаций от экологических ординаций: оси последних абстрактны, рафинированно-однофакторны, и потому двумерная их координация далеко не исчерпывает всего экологического многообразия растительности. И чтобы это разнообразие достаточно полно отразить, при ординации потребовалось бы неограниченно большое число не связанных друг с другом экологических осей в так называемом многомерном пространстве. Напротив, две оси экологических классификаций благодаря их синфакторной взаимодополнительности способны отразить подавляющую часть экологического разнообразия растительности. В случае же остаточной «экологической дисперсии» она может быть поглощена введением дополнительных также синфакторных экологических осей.[1]

Наиболее богатой экологической синфакторностью в поймах обладают параметры поемности и аллювиальности, механического состава и pH почв. При этом градиент поемности в той или иной степени сопряжен с градиентами

[1] Реально существующую, ландшафтно-обусловленную, притом всегда частичную, синфакторность осей не следует смешивать с мнимой абсолютной унифакторностью, которая кладется в основу выделения так называемых экологических групп видов.

увлажнения и аллювиальности, в свою очередь градиент аллювиальности сопряжен с градиентом pH, а градиент механического состава почв — с увлажнением, аэрацией, богатством, гумусностью. Например, содержание гумуса в слое 0—40 см суглинистых почв Окской поймы составляет в среднем 4.7, а в том же слое песчаных — только 1.2 %, т. е. почти в 4 раза меньше!

На основе целевого анализа в качестве экологических параметров классификации пойменных лугов (юга НЧЗ РСФСР) выбраны поемность, увлажнение, аллювиальность, $\mathrm{pH}_{\text{сол}}$ и механический состав почв.

Измерение экологических параметров требуется лишь в процессе разработки экологических классификаций. При практическом пользовании ими таксоны определяют не по параметрам, а по их индикаторам. Поэтому известные трудности разработки экологических классификаций с лихвой окупаются при их практическом использовании. Кроме того, трудности эти явно преувеличены. Так, определение $\mathrm{pH}_{\text{сол}}$ и механического состава почв (органолептически) вообще не представляет никаких трудностей. Такие лабильные экологические режимы, как увлажнение и поемность, целесообразно оценивать опосредованно через растительность, поскольку она дает их более инвариантную оценку, нежели непосредственные измерения (Раменский, 1938). Например, по данным стационарных исследований Т. А. Работнова (1972), ступень увлажнения краткопоемного луга, определяемая с помощью растительности (по Раменскому), в течение 11-летнего периода практически оставалась неизменной (63.5—64.5). В связи с этим данные В. И. Мингалевой (1981), свидетельствующие о резких разногодичных изменениях увлажнения (в ступенях Раменского) пойменных лугов, нуждаются в проверке. Не исключен просмотр видов, переходящих в угнетенное состояние. Определенное значение может иметь и техника определения ступеней увлажнения («У»).

Трудности оценки ступеней поемности, пути их преодоления и конкретные наборы индикаторов различных ступеней поемности рассмотрены в нашем предыдущем сообщении (Куркин и др., 1986).

Положив в основу классификации пойменных лугов 5 основных для них экологических факторов, мы столкнулись с проблемой экологической многофакторности (Александрова, 1969). Имеющиеся попытки ее решения основаны на двух экстремальных явно нереалистичных экологических моделях: 1) тотальной «сцепленности» градиентов всех факторов, 2) полной их независимости друг от друга. Первая модель исходит из концепции комплексного градиента Р. Уиттекера (1980). Следуя ей, К. Е. Кононов (1982) рассматривает ось увлажнения для поймы в качестве единственной и принимает, что все прочие экологические факторы изменяются по этой оси вместе с увлажнением, интегрируясь (якобы) в единый «гидротермический» унифактор. Созданная на этой основе «классификация» представляет собой по сути дела лишь однофакторную ординацию по увлажнению.

Другая крайность — сведение классификации к координации по двум или более факторам без учета их взаимосвязей друг с другом. Такова схема экологической координации по осям увлажнения и богатства почв. Поскольку в пойме к этим факторам добавляются еще 2 (поемность и аллювиальность), Е. П. Прокопьев (1981) применяет своеобразную «координацию в квадрате»: координация первого порядка ведется по осям увлажнения и богатства почв, а затем в каждую клетку, образуемую координатной сеткой первого порядка, вкладываются сетки второго порядка, образуемые координацией по осям поемности и аллювиальности. Если учесть, что в пойме экологическое разнообразие ценозов определяется также градациями pH и механического состава почв, то, следуя этим путем, придем к «координации в кубе». Разумеется, при этом число экологических таксонов вырастет до астрономических величин. Но подавляющая часть подобных таксонов не будет иметь места в действительности, в связи с тем что, хотя у экологических факторов и нет тотальной сцепленности, они все же частично сопряжены в своих изменениях, и потому далеко не все мыслимые сочетания градиентов различных факторов реальны. Так, не может быть сухих долгопоемных лугов, бедных деятельно аллювиальных и т. д. Не меньшее значение имеет и то, что координация фитоценозов, абстрагируясь от интерференции экологических факторов, всегда будет в той или иной мере

неадекватна реальности. В противоположность этому классификация (экологическая) должна строиться с учетом интерференции (взаимодействия) факторов путем ординации не по абстрактным, а по конкретным синфакторным экологическим осям, отражающим реальную сопряженность экологических факторов.

При переходе от одного экологического типа ландшафта к другому характер сопряженности экологических факторов, реальное содержание синфакторных экологических осей меняются. В этом и заключается одно из принципиальных отличий ландшафтных экологических рядов от абстрактных. Здесь главным недостатком «экологического креста» Шенникова (1941) являются его претензия на универсальность, его непригодность для классификации лугов таких экологически специфичных ландшафтов, как пойменные, субальпийские и альпийские, галофитные, солонцовые и т. п.[2] Этот недостаток может быть устранен лишь путем замены универсальной экологической схемы («креста») Шенникова целым набором экологических схем, разрабатываемых применительно к экологической специфике основных типов ландшафтов.

О необходимости ландшафтного подхода к классификации луговой растительности говорилось немало (Еленевский, 1936; Виноградов, 1940; Whittaker, 1962; Куркин, 1965; Трасс, 1965; 1976; Раменская, 1966; Куваев, 1966; Александрова, 1969, и др.). Однако ландшафт нередко понимается чисто формально как «мозаика экосистем», как «узор» ценозов (Whittaker, 1962; Шлютер, 1976; Миркин, 1986). Между тем луга необходимо рассматривать в качестве элементов ландшафта, системно им определяемых (Куркин, 1976). Как ниже будет показано, экология ландшафта определяет и набор ведущих экологических факторов, и их субординацию, коррелятивные связи, степень классифицирующей значимости.

Рациональным методом экологического анализа ландшафтов является выделение специфичных для них экологических рядов (Алехин, 1923—1924; Куркин, 1965; Куваев, 1966, и др.). Одним из первых это понял В. В. Алехин (1916, 1923—1924). Он показал, что в пойме необходимо различать не один, а три экологических ряда ценозов соответственно трем частям поймы (прирусловой, центральной и притеррасной). Последующие исследования выявили существенные экологические различия и внутри каждой из частей поймы. Необходимо, например, различать в прирусловой части, намывной и подмывной, экологические ряды, а в притеррасье — собственно притеррасный и приматериковый (Бронзов, 1927; Еленевский, 1936; Виноградов, 1940; Куркин, 1965, 1973; Куркин, Крылова, 1978).

Ландшафтно-экологические ряды представляют собой обобщение, основанное на синтезе целого ряда конкретных топоэкологических (геоботанических) профилей, каждый из которых в свою очередь нередко пересекает целый ряд повторяющихся звеньев рельефа (гривы, лощины, старицы, останцы и т. п.), причем каждое из этих звеньев по сути дела является элементарным конкретным экологическим рядом. Вопросы методики выбора топоэкологических профилей в пойме, их комплексного экологического изучения, а также синтеза на их основе обобщенных ландшафтно-экологических рядов изложены в предыдущем сообщении (Куркин и др., 1986).

Особенность оси поемности состоит в том, что на ней имеется относительно дискретная «экологическая граница» между классами краткопоемных и долгопоемных лугов (см.: Классификация . . ., 1976): при переходе через нее «вниз» (увеличение поемности) из ценозов сразу выпадают почти все индикаторы краткопоемности (*Bunias orientalis* L., *Tragopogon orientalis* L., *Festuca valesiaca* Gaud., *Koeleria delavignei* Czern. ex Domin., *Plantago media* L., *Knautia arvensis* (L.) Coult., *Dactylis glomerata* L., *Campanula glomerata* L., *Sedum acre* L., *Hieracium pilosella* L. и др.). Дискретность границы определяется, видимо, тем, что в пойменных ландшафтах она совпадает с границей между лугами еже-

---

[2] Видимо, учитывая это, Шенников (1941) разделял тип луговой растительности на 2 подтипа: материковый и пойменный. Причем «экологический крест» был использован им для классификации лишь материковых лугов лесной зоны. Экологическая классификация пойменных лугов осталась им не разработанной, а экологически и ландшафтно специфичные солончаковые (галофитные) луга) Западной Сибири рассматривались в качестве вариантов различных таксонов материковых лугов, с чем согласиться нельзя (Куркин, 1965).

годно и неежегодно заливаемыми, а также тем, что на уровне пика паводка вода, как правило, держится («стоит») несколько дней (Куркин и др., 1986).

В классе краткопоемных лугов по растительности нами выделено 3 ступени поемности. Они освобождаются от паводков в основном по мере падения воды в русле. Поэтому при разработке классификации на стадии ординации они привязываются к относительным высотным отметкам над меженным уровнем воды в русле (Куркин и др., 1986). В классе долгопоемных лугов (включая и осободолгопоемные болотистые) также по растительности выделено 5 ступеней. Но степень долгопоемности в удалении от русла сопряжена уже не столько с высотными отметками, сколько со сточностью ландшафта, обусловливающего как остаточную поемность, так и послепаводковое увлажнение. Поэтому ступени долгопоемности привязываются уже не к высотным отметкам, а к ступеням увлажнения, определяемым по шкалам-таблицам Раменского (Куркин др., 1986).

Границы между ступенями поемности менее дискретны, чем граница между классами краткопоемных и долгопоемных лугов, но также далеко не условны. Они устанавливаются по экологическим рубежам индикаторов различных степеней поемности. Так, нижняя граница особократкопоемной ступени (1) определяется нижней границей встречаемости индикаторов внепоемности, нижняя граница собственно краткопоемной ступени (2) — нижней границей встречаемости индикаторов особой краткопоемности. Нижняя граница умеренно краткопоемной ступени (3) совпадает с границей между классами краткопоемных и долгопоемных лугов. Нижняя граница класса собственно среднепоемных лугов определяется, с одной стороны, нижней границей доминирования индикаторов среднепоемности, а с другой — верхней границей гидрофильных индикаторов долгопоемности и т. п. (Куркин и др., 1986).

Каждая из ступеней поемности представлена рядом экологических типов в зависимости от градиентов других (помимо поемности) классифицирующих факторов, играющих роль экологических осей второго порядка. Анализ показывает, что эти оси-факторы различны в разных классах поемности и различных ландшафтно-экологических частях поймы. В связи с этим возникает необходимость на первом этапе разрабатывать не одну универсальную экологическую схему-модель классификации пойменных лугов, а парциальные схемы-модели применительно к основным ландшафтно-экологическим частям поймы.

В поперечном сечении пойм В. Р. Вильямс выделил 3 ландшафтные части (прирусловую, центральную и притеррасную), а Шенников (1941) — 3 экологические зоны (приречную, среднюю и приматериковую). Нами для целей классификации проведено совмещение частей с зонами: ландшафтные части рассматриваются в качестве экологических зон, характеризуемых только теми экологическими особенностями, которые обусловлены их территориальным положением.

К прирусловой части мы отнесли прирусловые валы, бровки подмывных берегов и береговые откосы как основного русла, так и его протоков (побочней), а также паводковых русел. Характерной особенностью прирусловья является освобождение от паводка всех его высотных ступеней строго синхронно с падением уровня воды в русле. Поэтому высотный градиент здесь не только на краткопоемных, но и на долгопоемных уровнях может использоваться в качестве градиента поемности. Следуя А. Я. Бронзову (1927), в прирусловье выделяются намывные выпуклые песчаные берега (валы) и подмывные вогнутые суглинистые (Куркин, 1972, 1973, 1977б; Куркин, Крылова, 1978). В соответствии с этим классификация прирусловья ведется по ступеням поемности двух экологических рядов: песчаного (псаммофитного) и суглинистого. Индикаторами псаммофитного ряда, начиная с долгопоемных ступеней и кончая краткопоемными, являются *Salix triandra* L., *S. viminalis* L., *Calamagrostis epigeios* (L.) Roth., *Festuca valesiaca*, *Berteroa incana* (L.) D. C., *Artemisia campestris* L., а суглинистого — *Lythrum salicaria* L., *Alisma plantago-aquatica* L., *Equisetum fluviatile* L., *Ranunculus repens* L., *Veronica longifolia* L., *Galium rubioides* L., *Lysimachia nummularia* L., *Centaurea jacea* L., *Glechoma hederacea* L., *Dacthylis glomerata* L., *Bunias orientalis* L. и др.

Прирусловье в целом характеризуется активной аллювиальностью, причем не только на долго- и среднепоемных уровнях (ступенях), но также и на уме-

ренно краткопоемных. В отличие от остальных частей поймы для прирусловья характерно отложение песчано-супесчаных наилков. Выбрасываемые из русла влекомые песчаные наносы полностью осаждаются в прирусловье при скоростях от 40 до 27 см/с (Шамов, 1959), а взвешенные в полой воде суглинистые частицы при этих скоростях проносятся мимо и начинают осаждаться в виде наилков уже в центральной части поймы при скоростях меньше 20 см/с (Куркин, Голованов, 1964). В интервале скоростей от 27 до 20 см/с отложение наилков отсутствует. Отражением этого в прирусловье являются аномалии аллювиальности по высотным ступеням поемности: по мере роста песчаных прирусловых валов в высоту скорости полых вод над ними замедляются и при 27 см/с отложение влекомого песка прекращается. Индикатором этого служит господство типчака (*Festuca valesiaca*), являющегося аллювиафобом (Раменский и др., 1956; Титов, Нескрябина, 1982). В дальнейшем по мере удаления русла скорости полых вод на вершинах бывших прирусловых валов падают ниже 20 см/с и отложение аллювия на них возобновляется, но уже не песчаного, а суглинистого, формирующего двуслойные почвы (сверху тонкий слой суглинка, ниже — песчаный аллювий).

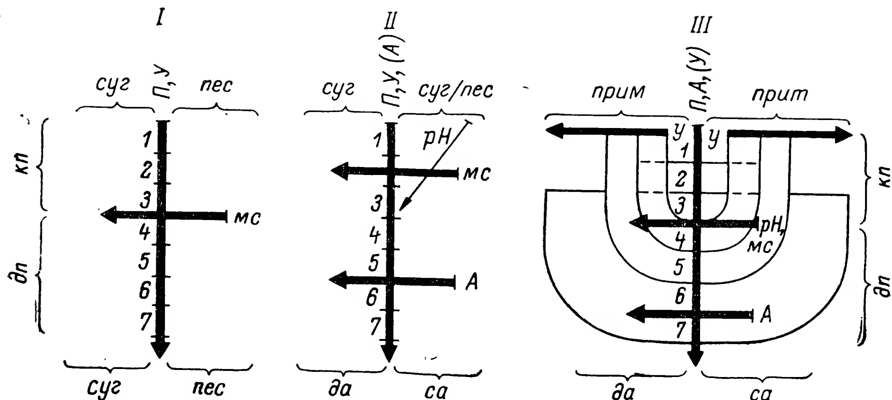
В случае подмывных суглинистых берегов (на поворотах русла) на краткопоемных уровнях, наоборот, отмечается резкое усиление аллювиальности за счет песчаных наносов, выбрасываемых из русла и формирующих «обратно-двуслойные» почвы (сверху — слой песка, ниже — суглинистая почва). Эти аномалии аллювиальности и механического состава почв находят четкое отражение в составе растительности.

Реакция почвы в прирусловье близка к нейтральной и слабо варьирует ($pH_{сол}$ 5.5—7.0), а потому не играет роли классифицирующего (дифференцирующего) фактора.

Центральная часть занимает всю территорию поймы между прирусловьем и притеррасьем. Для нее характерно отсутствие выклинивания грунтовых вод (типично намывной тип водного режима). С градиентом поемности здесь сопряжены градиенты и увлажнения, и аллювиальности. Это предопределяет здесь столь существенные экологические различия между классами кратко- и долгопоемных лугов, что делает необходимым вести их разделение на типы исходя из различных экологических критериев. С учетом слабой аллювиальности краткопоемных лугов (центральной части поймы) критерием выделения типов для них является механический состав почв. Его разнообразие здесь может быть сведено к двум основным типам: двуслойному суглинисто-песчаному (сверху — суглинистый слой мощностью менее 50 см, ниже — песчаный) и однослойному суглинистому (мощность суглинистого слоя более 50 см).

Аллювиальность лугов долгопоемного класса центральной части поймы варьирует в широких пределах, а механический состав почв, напротив, однотипный — суглинистый. С учетом этого ступени долгопоемного класса центральной части поймы разделяются на типы по степени аллювиальности. Индикаторами слабо аллювиальных типов являются *Carex caespitosa* L., *Myosotis palustris* Lam., *Galium uliginosum* L., *Coronaria flos cuculi* (L.) A. Br., *Trifolium hybridum* L., *Festuca rubra* L., *Stellaria graminea* L. и др. Деятельно аллювиальные типы характеризуются прежде всего отсутствием вышеперечисленных индикаторов слабой аллювиальности, а также обилием *Bromopsis inermis* (Leys.) Holub., *Phalaroides arundinacea* (L.) Rausch., *Symphytum officinale* L., *Cirsium setosum* M. B., *Rumex confertus* Willd., *R. crispus* L., *Urtica dioica* L., *Mentha arvensis* L.

Реакция почвы в центральной части поймы варьирует. Однако на суглинистых почвах вариации pH слабо отражаются на составе ценозов. Напротив, на фоне двуслойных почвогрунтов ценозы четко разделяются на подтипы: центрально-прирусловые ($pH_{сол}$ более 5) и центрально-притеррасные ($pH_{сол}$ 4.5 и менее). Последние отличаются участием таких видов, характерных для кислых и небогатых почв, как *Anthoxanthum odoratum* L., *Carex pallescens* L., *Leucanthemum vulgare* Lam., *Prunella vulgaris* L., *Campanula rotundifolia* L. и др. Благодаря этому по флористическому составу в центральной части поймы можно индицировать не только pH и механический состав почв, а также аллювиальность, но и генезис погребенных грунтов, отличая замытые песчаные



Модели (схемы) экологической классификации лугов различных частей поймы.

I — прирусловая, *II* — центральная, *III* — притеррасная и приматериковая. Экологические оси: *П* — поемности, *У* — увлажнения, *А* — аллювиальности, *мс* — механического состава и pH-реакции (сол) почв. Экологические таксоны: *кп* — краткопоемные, *дп* — долгопоемные, *суг* — суглинистые, *пес* — песчаные, *суг/пес* — двуслойные (сверху — суглинистый слой до 50 см, ниже — песчаный), *да* — деятельно аллювиальные, *са* — слабо аллювиальные, *прим* — приматериковые, *прит* — притеррасные; *1—7* — ступени поемности.

прирусловые валы от замытых песчаных останцов бывших боровых террас.

Притеррасная и приматериковая части, занимая края поймы, оказываются зонами интенсивного выклинивания грунтовых вод. Поэтому на краткопоемных уровнях увлажнение здесь практически не коррелирует с высотным градиентом поемности (коэффициент линейной корреляции в среднем лишь —0.3), а ступени краткопоемности четко дифференцируются по растительности лишь на фоне сухолугового увлажнения (т. е. при отсутствии грунтового питания). На фоне сыровато- и сыролугового увлажнения (при умеренном грунтовом питании) по растительности можно четко отделить уже лишь долгопоемные луга от краткопоемных в целом, а на фоне болотно-лугового увлажнения (при интенсивном грунтовом питании ключевого типа) его подавляющее воздействие «стирает» флористические различия даже между долго- и краткопоемными лугами (см. рисунок).

Аллювиальность в притеррасной и приматериковой частях в целом слабая и потому не имеет таксономического значения не только на краткопоемных, но и на среднепоемных ступенях. Зато на них четко проявляются флористические различия между притеррасными и приматериковыми лугами, связанные с различиями pH и механического состава почв: притеррасные луга, примыкающие к песчаным боровым террасам, характеризуются бедными супесчаными почвами с сильнокислой pH, а приматериковые, примыкающие к коренным берегам — суглинистыми почвами с нейтральной или слабокислой pH. Индикаторами притеррасных лугов являются *Hieracium pilosella* L., *Sedum acre* L., *Rumex acetosella* L., *Agrostis tenuis* Sibth., *Nardus stricta* L., *Juncus effusus* L., *Carex leporina* L., *Epilobium palustre* L., *Viola epipsila* Ledb., *Dianthus deltoides* L., *Potentilla erecta* L. и другие, а индикаторами приматериковых — *Ranunculus polyanthemos* L., *Scabiosa ochroleuca* L., *Achillea nobilis* L., *Coronilla varia* L., *Astragalus cicer* L., *Phleum phleoides* (L.) Karst., *Centaurea maculosa* Lam., *Festuca valesiaca*, *Geum rivale* L. и др.

На собственно долгопоемных ступенях отражение в растительности этих различий между притеррасной и приматериковой частями поймы затушевано преобладанием гидрофитов с широкой амплитудой в отношении pH, и потому они теряют таксономическое значение, «уступая» его аллювиальности. Хотя аллювиальность долгопоемных ступеней притеррасья и приматериковья в целом низка, но амплитуда ее варьирования достаточно велика, чтобы иметь таксономическое значение.

Вышеизложенные ландшафтные закономерности экологических классификаций пойменных лугов различных частей поймы схематически отражены в моделях рисунка.

Как можно видеть, характер синфакторных экологических осей задается экологией ландшафта и кардинально меняется с переходом от одного эколо-

гического типа ландшафта к другому. Поэтому и критерии деления на экологические таксоны в каждом специфическом типе ландшафта оказываются не одинаковыми. Для классификации фитоценозов такое положение является относительно новым (Василевич, 1983б, 1985). В систематике же растений давно общепризнано, что для каждого семейства необходимо выделять свои, специфические именно для них, критерии классификации (Tutin, 1956 — цит. по: Кирпичников, 1968).

В процессе разработки классификаций по частям поймы выявились закономерности интерференции экологических факторов в их отражении ценозами. В частности, подтвердилось установленное М. П. Шиловым (1968) правило превалирования, согласно которому каждый фактор в диапазоне экстремальных значений подавляет дифференцирующее растительность влияние градиентов остальных факторов. Так, на фоне болотно-лугового увлажнения различия в степени поемности и pH не оказывают заметного влияния на состав ценозов. Далее, обнаружилось, что при однонаправленном изменении градиентов двух (или более) факторов их воздействие на состав ценозов оказывается складывающимся. Таковы, например, эффект нарастания «вниз» по ступеням долгопоемности не только самой поемности, но и увлажнения, эффект уменьшения к вершинам песчаных прирусловых валов и поемности, и увлажнения, и аллювиальности, а также эффект сопряженных различий степени аллювиальности и pH почв и т. д.

Экологические классификации лугов по частям поймы неудобны для практического использования. Выделенные в них таксоны частично дублируют друг друга. Но разработка этих классификаций (по частям поймы) является не самоцелью, а лишь способом выделения реальных (с учетом интерференции факторов) экологических «клеточек» — своего рода «сырья», используемого далее для синтеза экологической классификации пойменных лугов в целом.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. Классификация растительности. Л.: Наука, 1969. 275 с. — *Алехин В. В.* Растительность лугов р. Цны и нижнего течения р. Мокши (предварительный отчет ботанического исследования лугов Тамбовской губернии). Тамбов, 1916. 36 с. — *Алехин В. В.* Комплексы и построение экологических рядов ассоциаций. — Бюл. МОИП, 1923—1924, т. 32, вып. 1—2, с. 99—112. — *Ахтямов М. В.*, *Уразметов Р. В.*, *Алимбекова Л. М.* К выделению экологических групп видов методом композиционной ординации. — В кн.: Статистический анализ и математическое моделирование фитоценотических систем. Уфа: Башк. фил. АН СССР, 1982, с. 84—94. — *Бронзов А. Я.* Типы лугов по р. Мологе. — Тр. Гос. лугов. ин-та, 1927, вып. 1, с. 1—88. — *Василевич В. И.* Учение о непрерывности растительного покрова. — В кн.: Естественные кормовые угодья СССР. М.: Наука, 1966, с. 59—69. — *Василевич В. И.* Некоторые проблемы классификации фитоценотических объектов. — Бот. журн., 1975, т. 60, № 5, с. 617—626. — *Василевич В. И.* Эвристико-статистический метод классификации растительности. — В кн.: Взаимосвязи компонентов лесных и болотных экосистем. Л.: Наука, 1980, с. 18—31. — *Василевич В. И.* Очерки теоретической фитоценологии. Л.: Наука, 1983а. 248 с. — *Василевич В. И.* О проекте многотомного издания «Растительности СССР». — Бот. журн., 1983б, т. 68, № 3, с. 281—286. — *Василевич В. И.* О методах классификации растительности. — Бот. журн., 1985, т. 70, № 12, с. 1596—1604. — *Виноградов И. С.* Система экологических рядов ассоциаций заливных лугов. — Сов. ботаника, 1940, № 1, с. 40—50. — *Голуб В. Б.*, *Розенберг Г. С.*, *Соломещ А. И.* Использование прямого градиентного анализа при изучении растительности дельты р. Волги. — В кн.: Статистический анализ и математическое моделирование фитоценотических систем. Уфа.: Башк. фил. АН СССР, 1982, с. 45—56. — *Еленевский Р. А.* Вопросы изучения и освоения пойм. М.: ВАСХНИЛ, 1936. 99 с. — *Заруцкая И. П.*, *Котова Т. В.* О новой книге В. Б. Сочава (рец.). — В кн.: Геоботаническое картографирование. Л.: Наука, 1981, с. 48—55. — *Кирпичников М. Э.* К концепции рода у цветковых растений. — Бот. журн., 1968, т. 53, № 2, с. 190—201. — *Классификация* сенокосов и пастбищ по природным зонам СССР. М.: ВНИИ кормов. 1976. 36 с. — *Кононов К. Е.* Экология луговой растительности поймы реки Лены (Центральная Якутия): Автореф. дис. . . . д-ра биол. наук. М., 1982. 34 с. — *Корчагин А. А.* Некоторые вопросы использования растительного покрова, как индикатора среды. — Бот. журн., 1968, т. 53, № 2, с. 203—213. — *Куваев В. Б.* Классификация растительности южной части Якутии на ландшафтной основе. — Бот. журн., 1966, т. 51, № 11, с. 1564—1579. — *Куркин К. А.* Луга Барабы и их улучшение. М.: Изд-во АН СССР, 1957. 148 с. — *Куркин К. А.* О принципах естественной классификации луговых биогеоценозов. — Бот. журн., 1965, т. 50, № 11, с. 1523—1535. — *Куркин К. А.* Роль экологических, ценотических и ландшафтно-исторических факторов в определении состава галофитных ценозов Барабинской лесостепи. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1967, т. 72, вып. 6, с. 68—79. — *Куркин К. А.* Основные закономерности и типы циклов климатогенной изменчивости луговых биогеоценозов Барабинской лесостепи. — В кн.: Проблемы ботаники. Л.: Наука, 1969, вып. 11, с. 173—182. — *Куркин К. А.* Опыт экологической клас-

сификации лугов Барабинской лесостепи. — В кн.: Совещание по классификации растительности: Тез. докл. Л.: Наука, 1971, с. 47—49. — *Куркин К. А.* Мелиоративная типизация земель Приокской поймы, пути их первичного освоения и с.-х. использования. — В кн.: Осушение и освоение земель. М.: Моск. рабочий, 1972, с. 195—219. — *Куркин К. А.* Особенности пойменных земель. — В кн.: Пойменные луга СССР. М.: Колос, 1973, с. 57—70. — *Куркин К. А.* Системные исследования динамики лугов. М.: Наука, 1976. 284 с. — *Куркин К. А.* Системный подход в экологическом исследовании. — В кн.: Системные исследования (ежегодник). М.: Наука, 1977а, с. 195—211. — *Куркин К. А.* Методы освоения и сельскохозяйственного использования мелиорируемых пойменных земель. — В кн.: Повышение продуктивности и улучшение использования мелиорируемых земель в Московской области. М., 1977б, с. 17—26. — *Куркин К. А.* Параметры биогеоценозов и системный подход к их определению. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1980, т. 85, вып. 3, с. 40—56. — *Куркин К. А., Голованов А. И.* К вопросу об эрозии на распаханных участках поймы в период половодья. — Почвоведение, 1964, № 8, с. 81—87. — *Куркин К. А., Крылова Н. П.* Приемы улучшения и использования сенокосов и пастбищ в поймах рек (обзорная информация). М.: ВАСХНИЛ; 1978. 100 с. — *Куркин К. А., Горягин А. А., Дергунов А. И., Герус И. В.* Ординация растительности пойменных лугов по фактору поемности и индикация ступеней поемности по растительности. — Бот. журн., 1986, т. 71, № 8, с. 1023—1034. — *Лавренко Е. М.* Основные закономерности растительных сообществ. — В кн.: Полевая геоботаника. Т. 1. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959, с. 13—72. — *Лавренко Е. М.* Растительные сообщества и их классификация. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 5, с. 572—680. — *Марвет А. В.* Отображение динамики растительного покрова при детальном крупномасштабном картографировании растительности: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Тарту, 1967. 25 с. — *Мейен С. В., Шрейдер Ю. А.* Методологические аспекты классификации. — Вопр. философии, 1976, № 2, с. 67—79. — *Мингалева В. И.* Изменчивость луговых сообществ в пойме Оки и рекомендации по их рациональному использованию. — Вестн. МГУ. Сер. 5. География, 1981, № 5, с. 61—66. — *Миркин Б. М.* Об экологических классификациях луговой растительности пойм. — Бот. журн., 1965, т. 50, № 3, с. 324—334. — *Миркин Б. М.* Критерии доминантов и детерминантов при классификации фитоценозов. — Бот. журн., 1968, т. 53, № 6, с. 767—778. — *Миркин Б. М.* О теоретических и практических аспектах объективизации процесса классификации сенокосов и пастбищ. — В кн.: Повышение продуктивности сенокосов и пастбищ. Уфа: Башк. фил. АН СССР, 1975, с. 5—34. — *Миркин Б. М.* Теоретические основы современной фитоценологии. М.: Наука, 1985. 136 с. — *Миркин Б. М.* Учебник по экологии (*рец.*). — Журн. общ. биол., 1986, т. 47, № 2, с. 281—283. — *Миркин Б. М., Наумова Л. Г.* Градиентный анализ растительности. — Успехи соврем. биол., 1983, т. 95, вып. 2, с. 304—318. — *Ниценко А. А.* О фитотопологических классификациях растительного покрова. — В кн.: Тр. Ин-та биол. Урал. фил. АН СССР. Т. 27. Свердловск, 1961, с. 29—37. — *Номоконов Л. И.* О создании единой системы классификации лугов. — В кн.: Тр. Урал. фил. АН СССР. Т. 27. Свердловск, 1961, с. 111—114. — *Прокопьев Е. П.* Опыт экологической классификации растительности поймы Иртыша. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 6, с. 795—803. — *Прокопьев Е. П.* Опыт классификации местообитаний поймы Иртыша. — Экология, 1981, № 6, с. 39—46. — *Работнов Т. А.* Разногодичная изменчивость лугов. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1955, т. 60, вып. 3, с. 9—30. — *Работнов Т. А.* Изучение флуктуаций (разногодичной изменчивости) фитоценозов. — В кн.: Полевая геоботаника. Т. 4. Л.: Наука, 1972, с. 95—136. — *Работнов Т. А.* Современное состояние изученности луговых биогеоценозов в СССР. — В кн.: Современное состояние и перспективы развития биогеоценологических исследований. Петрозаводск, 1976, с. 46—62. — *Работнов Т. А.* Влияние долголетнего внесения удобрений на луговой фитоценоз. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1982, т. 87, вып. 4, с. 78—90. — *Раменская М. Л.* О соотношениях в системе растительности и среды. — В кн.: Естественные кормовые угодья СССР. М.: Наука, 1966, с. 154—166. — *Раменский Л. Г.* Основные закономерности растительного покрова и их изучение (на основании геоботанических исследований в Воронежской губ.). Воронеж, 1925. 37 с. — *Раменский Л. Г.* Введение в комплексное почвенно-геоботаническое исследование земель. М.: Сельхозгиз, 1938. 620 с. — *Раменский Л. Г.* О некоторых принципиальных положениях современной геоботаники. — Бот. журн., 1952, т. 37, № 2, с. 181—201. — *Раменский Л. Г.* Об экологическом изучении и систематизации группировок растительности. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1953, т. 58, вып. 1, с. 35—54. — *Раменский Л. Г., Цаценкин И. А., Чижиков А. Н., Антипин Н. А.* Экологическая оценка кормовых угодий по растительному покрову. М.: Сельхозгиз, 1956. 472 с. — *Родман Л. С., Горяинова И. Н.* Итоги изучения динамики растительности лугов Волго—Ахтубинской поймы. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1978, т. 83, вып. 5, с. 65—77. — *Сабуров Д. Н.* Опыт классификации луговой растительности Центральной России по экологическим группам. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1984, т. 89, вып. 1, с. 72—82. — *Соболев Л. Н.* Опыт составления экологической схемы для степей Южного Урала.— В кн.: Тр. Ин-та биол. Урал. фил. АН СССР. Т. 27. Свердловск, 1961, с. 97—104. — *Соболев Л. Н.* Экология и типология земельных угодий. — Экология, 1975, № 4, с. 20—29. — *Соболев Л. Н.* Методика эколого-типологического исследования земель. Фрунзе: Илим, 1978. 112 с. — *Сочава В. Б.* Современные задачи картографирования растительности в крупном масштабе. — В кн.: Геоботаническое картографирование. М.; Л.: Наука, 1965, с. 3—10. — *Сочава В. Б.* Карты растительности в серии карт среды обитания. — В кн.: Геоботаническое картографирование. Л.: Наука, 1974, с. 3—11. — *Сочава В. Б.* Растительный покров на тематических картах. Новосибирск: Наука, 1979. 189 с. — *Титов Ю. В., Нескрябина Е. С.* Влияние весенних паводков на динамику степной растительности в пойме реки Хопер. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 10, с. 1385—1390. — *Трасс Х. Х.* Рец. на кн.: Уиттекер Р. Х. Классификация природных сообществ. 1962. — Бот. журн., 1965, т. 50, № 2, с. 268—271. — *Трасс Х. Х.* Геоботаника. История и современные тенденции развития. Л.: Наука, 1976. 252 с. — *Уиттекер Р.* Сообщества и экосистемы. М.: Прогресс, 1980.

328 с. — *Фосберг Ф.* Действенный подход к картографированию растительности в практических целях. — В кн.: Геоботаническое картографирование. Л.: Наука, 1967, с. 9—17. — *Цаценкин И. А.* Классификация кормовых угодий и произрастающей на них растительности. — В кн.: Совещание по классификации растительности: Тез. докл. Л.: Наука, 1971, с. 105—107. — *Шамов Г. И.* Речные наносы. Режим, расчеты и методы измерений. Л.: Гидрометеоиздат, 1959. 380 с. — *Шенников А. П.* Луговедение. Л.: Изд-во ЛГУ, 1941. 510 с. — *Шенников А. П.* О некоторых спорных вопросах классификации растительности. — Бот. журн., 1958, т. 43, № 8, с. 1085—1092. — *Шилов М. П.* О поливергенции некоторых луговых сообществ поймы р. Клязьмы (на примере костровника). — В кн.: Материалы по динамике растительного покрова. (Докл. на межвуз. конф. в сентябре 1968 г.). Владимир, 1968, с. 106—107. — *Шлютер Х.* Геоботаника и картографирование растительности как основа для анализа экосистем и ландшафта. — В кн.: Геоботаническое картографирование. Л.: Наука, 1976, с. 22—31 — *Шлютер Х.* Синантропная растительность и ее значение для геоботанического картирования и изучения ландшафтов. — В кн.: Геоботаническое картографирование. Л.: Наука, 1981, с. 33—47. — *Velich J.*, *Strafelda J.* Vyvoj fytocenoz trvalych lucnich porostu pri dlouhodobem intenzivnim dusikatem hnojeni. — Rostlinna Vyroba, 1977, r. 23, N 5, s. 503—512. — *Whittaker R. H.* Classification of natural communities. — Bot. Rev., 1962, vol. 28, N 1, p. 240.

Дединовская опытная станция
по пойменному луговодству ВНИИ кормов.

Получено 25 IX 1986.

SUMMARY

Ecological classification of flood plain meadow vegetation in non-chernozyom regions of the RSFSR comes to its ecological ordination according to synfactor axes of conjugation and of the greatest variation in the parameters flooding duration, moistening, alluvialion pH_{sol} and mechanical composition of soils. Ecological axis of flooding duration is the base of the classifiation. Its gradations allowed to distinguish classes and stages of flooding duration. Each stage is divided in types according to gradients of other synfactor parameters, which play a role of ecological axes of the second and third orders. The transition from one type of landscape to the other changes in the number and composition of synfactor ecological axes. The classifications according to landscape flood plain parts are worked out first. However such classifications only allarv to distinguish real primary units whirn are then used to create ecological classification of flood plain meadow vegetation taken as a whole.

СООБЩЕНИЯ

УДК 005+576.316.7 : 582.4/.(57)

П. Г. Жукова, В. В. Петровский

ЧИСЛА ХРОМОСОМ И ТАКСОНОМИЯ НЕКОТОРЫХ ВИДОВ РАСТЕНИЙ ИЗ РАЙОНОВ СЕВЕРНОЙ АЗИИ

P. G. ZHUKOVA, V. V. PETROVSKY. CHROMOSOME NUMBERS AND TAXONOMY OF SOME PLANT SPECIES FROM THE NORTHERN ASIA REGIONS

Публикуются результаты определений чисел хромосом у 130 видов цветковых растений из ряда районов Северной Азии. Впервые приводятся документированные данные о числах хромосом для *Carex ramenskyi* — 2n=80, *Gypsophila uralensis* — 2n=34, *Stellaria laxmannii* — 2n=52, *Papaver anomalum* — 2n=14, *Hediniopsis czukotica* — 2n=24, *Artemisia jacutica* — 2n=18, 36, *Ptarmica camtschatica* — 2n=36, *Isatis jacutensis* — 2n=28. Помещается перечень образцов растений, приводившихся ранее под иными, несинонимическими названиями. Обсуждаются случаи внутривидовой кариологической дифференциации.

Публикуемое сообщение — результат продолжающейся обработки собранных за последние годы материалов в разных районах азиатского Севера. Среди 210 образцов растений, относящихся к 130 видам, основную массу составляют экземпляры, собранные в новых, ранее не исследовавшихся районах, поскольку программой предусмотрено изучение кариологической и кариотаксономической ситуаций в разных частях ареалов тех или иных видов растений. В отдельных пунктах образцы некоторых видов брались в значительной повторности, и такие случаи специально отмечены (см. таблицу). По-прежнему бóльшую часть исследованного материала составляют растения с северо-востока СССР, где сотрудниками лаборатории Крайнего Севера Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР интенсивно и планомерно проводится сбор интересных и редких видов. Хотим выразить всем, участвующим в этой работе, нашу признательность.

Привлечение к исследованиям широкого и разнообразного материала позволило впервые определить число хромосом у 7 видов растений, в том числе у *Hediniopsis czukotica* — представителя эндемичного для флоры северо-востока СССР рода, лишь недавно выявленного для науки (Бочанцев, Петровский, 1986). Очень интересным представляется обнаружение диплоидных растений *Salix rotundifolia* Trautv. с 2n=38 в Анюйском нагорье, поскольку ранее в Азии лишь однажды была найдена аналогичная диплоидная раса этого вида (Юрцев, Жукова, 1982). Впервые в Азии определено число хромосом у *Papaver alboroseum*: растения с Камчатки, как и их американские сородичи, имеют 2n=28. Большая серия образцов *Papaver nudicaule* (12) из Северной Якутии оказалась представленной исключительно декаплоидными растениями с 2n=70. Новая хромосомная раса с 2n=36 выявлена у *Eritrichium sericeum*. Следует отметить, что аналогичное число хромосом известно у американского вида *E. splendens* Kearney, по общему облику сходного с нашим сибирским растением. Характерно, что у арктического подвида *E. sericeum* subsp. *arctisibirica* неоднократно определялось число 2n=28, хотя по макроморфологическим признакам 28- и 36-хромосомные растения различить не всегда возможно. Эта ситуация несомненно должна привлечь внимание специалистов по данной таксо-

номической группе. Новая хромосомная раса с 2n=32 обнаружена у охотскочукотского вида *Taraxacum tamarae*. Ранее у этого таксона были известны только растения с 2n=56 (Цвелев, Жукова, 1986). В предлагаемой публикации использована новая номенклатурная комбинация *Gastrolychnis tenella* (Tolm.) Petrovsky, comb. nov., базирующаяся на биноме *Melandrium tenellum* Tolm. (Фл. СССР VI (1936) 721), а также известных ранее комбинациях *Melandrium affine* subsp. *tenellum* Tolm. (Тр. Бот. музея XXIV (1932) 258) и *Gastrolychnis angustiflora* subsp. *tenella* (Tolm.) Tolm. et Kozhan. (Аркт. фл. СССР VI (1971) 110). Два новых обстоятельства навели на мысль о целесообразности процитировать в данной публикации образцы растений с подсчитанным числом хромосом, видовая принадлежность которых была уточнена в последнее время. Такими обстоятельствами явились выход новых выпусков «Арктической флоры СССР» и ведущаяся ныне подготовка к выпуску в свет нового издания справочника «Числа хромосом растений флоры СССР» (Агапова, Архарова, 1981). Для того чтобы снять разночтения, которые могли возникнуть при цитировании наших данных, опубликованных в разное время, мы подвергли критическому пересмотру образцы из отдельных таксономических групп в соответствии с новой трактовкой некоторых таксонов в недавно вышедших определителях и «Флорах». Результаты этой ревизии приводятся в форме перечня без какихлибо специальных комментариев. После правильного названия даются ссылка на первоначальное определение и литературный источник.

Calamagrostis groenlandica (Schrank) Kunth — *C. holmii* Lange. 2n=42. № 65—259, о. Врангеля (Жукова, 1967); №№ 70—130, 70—131, 70—140, о. Врангеля (Жукова, Петровский, 1972). *C. kolymaensis* Kom. — *C. holmii* Lange. 2n=28. № 70—304, о. Врангеля (Жукова, Петровский, 1972).

Festuca auriculata Drob. — *F. kolymensis* Drob. 2n=14. № 69—51, о. Врангеля (Жукова, Петровский, 1971).

F. lenensis Drob. — *F. kolymensis* Drob. 2n=14. № 70—225, о. Врангеля (Жукова, Петровский, 1972).

F. hyperborea Holmen. — *F. brachyphylla* Schult. et Schult. 2n=28. N 70—198; 2n=42. NN 70—33, 70—70, 70—177, 70—195, 70—196, 70—202, о. Врангеля (Жукова, Петровский, 1972).

F. vivipara L. — *F. prolifera* (Piper) Fern. 2n=28. N 65—280 (Петровский, Жукова, 1978).

Salix arctica Pall. — *S. polaris* Wahlenb. 2n=114. N 70—24, Вост. Чукотка (Жукова, Тихонова, 1973).

S. arctica subsp. *jamu-taridensis* Petrovsky — *S. glauca* L. 2n=114. N 70—40, о. Врангеля (Жукова, Петровский, 1972).

S. niphoclada Rydb. — *S. glauca* L. 2n=76. N 70—84, Вост. Чукотка (Жукова, Тихонова, 1973).

S. rotundifolia Trautv. — *S. polaris* Wahlenb. 2n=114. NN 65—94, 65—135, о. Врангеля (Жукова, Петровский, 1971).

S. stolonifera Cov. — *S. glacialis* Anderss. 2n=114. NN 65—185, 65—186, 65—241, о. Врангеля (Жукова, Петровский, 1971); 2n > 90. № 70—188, о. Врангеля (Жукова, Петровский, 1972).

Rumex beringensis Jurtz. et Petrovsky — *R. graminifolius* Lamb. 2n=14. N 63—02, Вост. Чукотка (Жукова, 1965); № 67—94, Вост. Чукотка (Жукова, 1969); № 68—661, Вост. Чукотка (Жукова, Тихонова, 1971); №№ 69—20, 70—29, 69—109, 70—181 (Жукова, Тихонова, 1973).

Stellaria arenicola Raup — *S. crassipes* Hult. 2n=72. N 65—299, Центр. Чукотка (Жукова, Тихонова, 1971).

S. crassipes Hult. — *S. monantha* Hult. 2n=94. N 70—36, о. Врангеля (Жукова, Петровский, 1972).

S. edwardsii R. Br. — *S. laeta* Richards. 2n=102. N 70—126. 2n=103. N 70—129, о. Врангеля (Жукова, Петровский, 1972). — *S. crassipes* Hult. 2n=104. N 79—173, о. Врангеля (Петровский, Жукова, 1981).

S. fischeriana Ser. — *S. laeta* Richards. 2n=78. N 77—331, Южн. Чукотка (Жукова, 1980).

S. monantha Hult. — *S. laeta* Richards. 2n=52. N 73—57, Зап. Чукотка (Жукова, Петровский, 1975).

S. peduncularis Bunge — *S. ciliatosepala* Trautv. 2n=72. N 68—88, Зап. Чукотка (Жукова, Тихонова, 1971). — *S. edwardsii* R. Br. 2n=72. NN 79—163, 79—174, 79—202; 2n=104. N 79—147a, о. Врангеля (Петровский, Жукова, 1981).

Ranunculus turneri Greene — *R. borealis* Trautv. 2n=28. N 66—169, Центр. Чукотка (Жукова, 1968); №№ 67—05, 67—01, Зап. Чукотка (Жукова, 1969); №№ 69—09, 69—23, о. Врангеля (Жукова, Петровский, 1971).

Papaver gorodkovii Tolm. et Petrovsky — *P. walpolei* A. E. Porsild. 2n=42. N 65—198, о. Врангеля (Жукова, Петровский, 1971).

P. paucistaminum Tolm. et Petrovsky — *P. keelei* A. E. Porsild. 2n=70. N 66—105, о. Врангеля (Жукова, 1968).

Saxifraga arctolitoralis Jurtz. et Petrovsky — *S. rivularis* L. 2n=52. N 65—195, о. Врангеля (Жукова, 1968); № 68—09, Зап. Чукотка (Жукова, Тихонова, 1971); № 70—160, Вост. Чукотка (Жукова, Тихонова, 1973); № 75—235, Зап. Чукотка (Жукова, Петровский, 1977); 2n ≈ 48. № 71—17, о. Врангеля (Жукова и др., 1973). — *S. hyperborea* R. Br. 2n=52. N 79—84, о. Врангеля (Петровский, Жукова, 1981).

S. funstonii Small. — *S. firma* Litv. 2n=28. N 67—120, Зап. Чукотка (Жукова, 1969).

Potentilla anachoretica Sojak — *P. multifida* L. 2n=28. N 65—214, о. Врангеля (Жукова, Петровский, 1971).

P. arenosa (Turcz.) Juz. — *P. hookeriana* Lehm. 2n=28. N 72—48, Зап. Чукотка (Жукова, Петровский, 1975); 2n=42. № 74—28, Зап. Чукотка (Жукова, Петровский, 1976); № 76—09, Зап. Чукотка (Жукова, Петровский, 1977).

P. hyparctica Malte subsp. *nivicola* Jurtz. et Petrovsky — *P. gelida* C. A. Mey. 2n=28. N 71—96, Вост. Чукотка (Жукова и др., 1973); № 74—17, Зап. Чукотка (Жукова, Петровский, 1976); № 76—75, Зап. Чукотка (Жукова, Петровский, 1977); № 74—53, Сев. Якутия (Жукова и др., 1977); № 77—264, Южн. Чукотка (Жукова, 1980); № 79—131a, о. Врангеля (Петровский, Жукова, 1981).

P. gorodkovii Jurtz. — *P. nivea* L. subsp. *fallax* A. E. Porsild. 2n=28. N 70—160, 70—161, о. Врангеля (Жукова, Петровский, 1972); 2n=49. N 79—97, 2n=56. NN 79—99, 79—135a, 79—153, о. Врангеля (Петровский, Жукова, 1981). — *P. hookeriana* Lehm. 2n=42. N 69—104, о. Врангеля (Жукова, Петровский, 1971); *P. nivea* L. 2n=56. №№ 79—130, 79—131, 79—157, о. Врангеля (Петровский, Жукова, 1981).

P. crebridens Juz. — *P. nivea* L. 2n=28. NN 66—28, 67—123, Зап. Чукотка; №№ 67—169, 66—135, Центр. Чукотка; № 65—480, Колымское нагорье; № 70—163, о. Врангеля (Жукова, Петровский, 1972); № 71—113, Вост. Чукотка (Жукова и др., 1973); № 73—65, Зап. Чукотка (Жукова, Петровский, 1975); *P. pulviniformis* Khokhr. — *P. emarginata* Pursh. 2n=42. N 66—37, Зап. Чукотка (Жукова, 1968). — *P. tschukotica* Jurtz. et Petrovsky. 2n=49. N 79—117, о. Врангеля (Петровский, Жукова, 1981).

P. subvahliana Jurtz. — *P. uniflora* Ledeb. 2n=28. N 71—104, Вост. Чукотка (Жукова и др., 1973).

P. tergemina Sojak — *P. multifida* L. 2n=28. N 75—149, Сев.-Вост. Якутия (Юрцев, Жукова, 1982).

P. tomentulosa Jurtz. — *P. chamissonis* Hult. 2n=70. N 76—93, Зап. Чукотка (Жукова, Петровский, 1977).

P. tschaunensis Juz. ex Jurtz. — *P. rubricaulis* Lehm. 2n=56. N 74—21 (Жукова, Петровский, 1976).

P. villosula Jurtz. — *P. uniflora* Ledeb. 2n=28, N 70—28, Вост. Чукотка (Жукова, Тихонова, 1973).

P. vulcanicola Jurtz. — *P. villosa* Pall. 2n=28. N 65—00, Вост. Чукотка (Жукова, 1965). — *P. uniflora* Ledeb. 2n=28. N 77—223, Южн. Чукотка (Жукова, 1980).

Antennaria alaskana Malte — *A. friesiana* (Trautv.) Ekman. 2n=63. № 72—227, Вост. Чукотка (Жукова, 1982).

A. angustata Greene. — *A. monocephala* DC. 2n=56. № 67—147K, Центр.

Вид, номер образца		2n	Район сбора образца
Agropyron karawaewii P. Smirn.	77—1764	28	Окрестности г. Якутска
Agrostis anadyrensis Socz.	SH-77—730	56	Анюйское нагорье, гора Прозрачная
Alopecurus alpinus (L.) Sm.	S-79—2068	≈120	П-ов Ямал, р. Тиутей
A. pratensis L.	S-79—2063	28	То же
Arctagrostis latifolia (R. Br.) Griseb.	77—137	56	Южн. Чукотка, хр. Рарыткин
Bromus arcticus Shear	S-80—2138	28	Анюйское нагорье, оз. Тытыль
	S-80—2158	28	То же, р. Тытлиутин
B. pumpellianus Scribn.	S-78—1971	56	» р. Тавремлян
Calamagrostis purpurascens R. Br.	S-80—446	42	» оз. Тытыль
Festuca altaica Trin.	S-80—453	28	» оз. Илирней
F. brevissima Jurtz.	81—124	14	» р. Гремучая
F. auriculata Drob.	68—30	14	Анадырское нагорье, р. Комариная
Hierochloë odorata (L.) Beauv.	76—08K	56	Сев.-Вост. Якутия, р. Иньяли-устье
Leymus interior (Hult.) Tzvel.	S-79—2039	28	Анюйское нагорье, пос. Билибино
	S-80—2137	28	То же, оз. Илирней
Poa arctica R. Br.	S-77—1968	63	» р. Канеливеем
	77—138	56	Южн. Чукотка, хр. Рарыткин
P. paucispicula Scribn. et Merr.	SH-77—260	42	Анюйское нагорье, гора Прозрачная
Carex eleusinoides Turcz. ex Kunth	77—97	84	Южн. Чукотка, хр. Рарыткин
C. ledebouriana C. A. Mey.	75—35	56	То же
	77—44	56	Вост. Чукотка, оз. Иони
C. podocarpa R. Br.	77—08	60	Южн. Чукотка, хр. Рарыткин
C. ramenskyi Kom.	78—125	80 **	Сев. Якутия, р. Сухарная
C. rupestris Bell. ex All.	77—18T	50	Вост. Чукотка, оз. Иони
C. williamsii Britt.	77—08T	46	То же
Kobresia simpliciuscula (Wahlenb.) Mackenz.	80—58	76	Анюйское нагорье, р. Рыбная
Juncus bufonius L.	75—329	34	Сев.-Вост. Якутия, пос. Индигирский
Luzula multiflora (Retz.) Lej.	77—363	24	Южн. Чукотка, пос. Отрожный
	S-80—2132	36	Анюйское нагорье, оз. Илирней
Veratrum oxysepalum Turcz.	77—05T	80	Вост. Чукотка, оз. Иони
Salix krylovii E. Wulf	77—192	38	Южн. Чукотка, хр. Пекульней
S. pulchra Cham.	77—144	76	То же, хр. Рарыткин
S. rotundifolia Trautv.	81—125	38	Анюйское нагорье, р. Гремучая
	81—139	38	То же
Oxyria digyna (L.) Hill.	S-79—2021	14	» р. Ракваам
	S-79—2065	14	П-ов Ямал, р. Тиутей
Polygonum heterophyllum Lindm.	75—260	40	Сев.-Вост. Якутия, пос. Индигирский
Arenaria capillaris Ser.	S-80—2111	22	Анюйское нагорье, оз. Тытыль
A. meyeri Fenzl	75—115	22	Сев.-Вост. Якутия, р. Иньяли-устье
A. tschuktschorum Regel	S-77—1842	22	Анюйское нагорье, р. Лельвыргыргын
Gastrolychnis affinis (Vahl) Tolm. et Kozhan.	SH-72—35	48	Вост. Чукотка, пос. Янракыннот
	SH-72—37	48	То же, р. Гетлянен
G. apetala (L.) Tolm. et Kozhan.	72—47	24	» пос. Лаврентия *
	S-76—1727	24	» пос. Янракыннот
	SH-70—48	24	Сев.-Вост. Якутия, пос. Тикси
G. macrosperma (A. Pors.) Tolm. et Kozhan.	SH-74—446	48	Центр. Чукотка, р. Рывеем *
	S-78—100	48	Южн. Чукотка, р. Ильмынейвеем
	SH-72—22	48	Вост. Чукотка, р. Гытлянен
G. ostenfeldii (A. Pors.) Petrovsky	SH-81—13	72	Зап. Чукотка, о. Бол. Раутан
	SH-85—49	72	Анюйское нагорье, р. Погынден
G. tenella (Tolm.) Petrovsky	SH-76—20	48	То же, р. Тополёвка 1-я
	SH-76—1738	48	» гора Сигнал
	SH-72—36	48	Вост. Чукотка, р. Чегитунь
	SH-72—02	48	Окрестности г. Магадана
	SH-75—702	48	Сев. Якутия, пос. Андрюшкино
Gypsophila uralensis Less.	S-65—345	34 **	Архангельская обл., пос. р. Пинега
Lychnis sibirica L.	SH-77—59	24	Анюйское нагорье, р. Канеливеем
Stellaria longifolia Muehl. ex Willd.	SH-75—295	26	Сев.-Вост. Якутия, пос. Усть-Нера

Вид, номер образца		2n	Район сбора образца
S. fischeriana Ser.	S-74—1431	26	Анюйское нагорье, р. Погынден
	SH-80—85	26	То же, р. Верхн. Пувтувеем
	SH-80—84	52	» р. Быстрянка
S. laeta Richards.	SH-83—20	52	Сев. Якутия, пос. Тенкели
S. laxmannii Fisch.	SH-81—92	52 **	Южн. Чукотка, р. Танюрер
S. monantha Hult.	SH-80—80	52	Анюйское нагорье, пос. Илирней *
	SH-83—22	104	Южн. Чукотка, р. Танюрер
S. peduncularis Bunge	SH-83—22	104	Сев. Якутия, пос. Оленегорск *
	SH-83—25	104	То же, пос. Воронцово
S. ruscifolia Pall.	SH-72—729	26	Окрестности г. Магадана
Anemone richardsonii Hook.	77—17	14	Южн. Чукотка, хр. Рарыткин
Caltha arctica R. Br.	77—55	32	То же
	S-77—1897	56	Анюйское нагорье, р. Лёльвергыргын
Pulsatilla multifida (Pritz.) Juz.	S-80—2148	16	То же, р. Быстрянка
Ranunculus pygmaeus Wahlenb.	S-79—2070	16	П-ов Ямал, р. Тиутей
Trollius chartosepalus N. Schipcz.	S-83—2241	16	Анюйское нагорье, оз. Друмлинное
Papaver alboroseum Hult.	SH-84—00	28	Камчатка, оз. Кроноцкое
P. anomalum Fedde	SH-81—00	14 **	Амурская обл., Сковородинский р-н
P. detritophilum Petrovsky	SH-84—2343	42	Вост. Чукотка, р. Синейвеем *
	SH-82—08	42	Анадырское нагорье, оз. Нутенеут
	SH-83—04	42	Анюйское нагорье, оз. Друмлинное
	SH-82—01	42	То же, пос. Стадухино
P. hypsipetes Petrovsky	SH-82—04	28	То же
	SH-82—15	28	Анюйское нагорье, р. Лев. Саламиха
P. lapponicum (Nodh.) Nordh.	SH-83—191	56	Полярный Урал, р. Кара-верховья
	SH-84—896	56	То же, р. Кожим
P. nudicaule L.	SH-84—02	70	Сев. Якутия, с. Чекуровка *
	SH-84—11	70	То же, пос. Кюсюр *
	SH-84—18	70	» р. Чубукулах *
P. paucistaminum Tolm. et Petrovsky	SH-82—22	70	Анюйское нагорье, р. Рыбная
	SH-83—02	70	Анадырское нагорье, р. Бол. Пеледон
Arabis septentrionalis N. Busch	75—68	16	Сев.-Вост. Якутия, хр. Улахан-Чистай *
A. umbrosa Turcz.	S-75—1637	32	То же
Braya purpurascens R. Br.	SH-78—300	56	Таймыр, р. Бикада
Cardamine hyperborea O. E. Schulz	82—143	28	Анюйское нагорье, р. Рыбная
Draba fladnizensis Wulf	SH-80—355	16	Южн. Чукотка, хр. Пекульней
D. hirta L.	SH-80—351	64	То же
	SH-80—34	64	Анюйское нагорье, р. Быстрянка
	SH-82—401	64	То же, оз. Уткугытхын
D. juvenilis Kom.	SH-76—13	48	Вост. Чукотка, пос. Янракыннот
D. nemorosa L.	SH-80—305	16	Южн. Чукотка, хр. Пекульней
D. parvisiliquosa Tolm.	SH-82—32	32	Вост. Чукотка, р. Хесынамкен
	SH-80—353	32	Южн. Чукотка, хр. Пекульней
	SH-80—35	32	Анюйское нагорье, р. Быстрянка
	SH-80—36	48	То же, оз. Илирней
D. oblongata R. Br.	SH-81—3563	32	Зап. Таймыр, берег Енисейского зал.
Hediniopsis czukotica Botsch. et Petrovsky	SH-85—22	24	Анюйское нагорье, р. Погынден
	SH-85—77	24	То же
Isatis jacutensis N. Busch	SH-86—19	28 **	Сев. Якутия, р. Яна, пос. Усть-Куйга
Sedum middendorfianum Maxim.	S-76—1678	64	Анюйское нагорье, р. Тополёвка 1-я
Acomastylis rossii Greene	81—126	56	То же, р. Гремучая
	80—60	70	» р. Гремучая
	74—16	70	» р. Рыбная
Potentilla arenosa (Turcz.) Juz.	SH-84—30	56	Сев. Якутия, с. Чекуровка
Astragalus frigidus (L.) A. Grey	S-80—443	16	Анюйское нагорье, оз. Илирней
A. schelichowii Turcz.	S-79—2014	16	То же, пос. Билибино
Hedysarum hedysaroides (L.) Schinz et Thell.	75—35	28	Сев.-Вост. Якутия, хр. Улахан-Чистай

Вид, номер образца		2n	Район сбора образца
	74—06	28	Вост. Чукотка, пос. Лаврентия
	78—09K	28	Южн. Чукотка, р. Ильмынейвеем
Vicia macrantha Turcz. ex Jurtz.	SH-78—1983	28	Сев. Якутия, пос. Петушки
Angelica archangelica L.	S-79—2069	22	П-ов Ямал, мыс Каменный
Bupleurum triradiatum Adams	77—19T	16	Вост. Чукотка, р. Ионивеем
Phloiodicarpus villosus (Turcz. ex Fisch. et C. A. Mey.) Ledeb.	78—58	≈90	Анюйское нагорье, р. Люпвеем
Ledum decumbens (Ait.) Lodd. ex Steud.	69—108	52	О. Врангеля, р. Хищников
	75—184	52	Сев.-Вост. Якутия, пос. Индигирский
Vaccinium uliginosum L.	77—60	24	Южн. Чукотка, хр. Рарыткин
V. vitis-idaea L.	75—180	24	Сев.-Вост. Якутия, пос. Индигирский
Androsace ochotensis Willd. ex Roem. et Schult.	SH-77—19	40	Анюйское нагорье, р. Лёльвергыргын
A. septentrionalis L.	SH-78—18	20	То же
	S-80—2130	20	» оз. Илирней
Armeria maritima (Miller) Willd.	S-80—2134	18	»
	S-76—1707	18	Вост. Чукотка, пос. Энурмино
Eritrichium aretioides (Cham.) DC.	72—02	48	То же, пос. Лаврентия *
	72—45Pl	48	» бух. Пуотен
	72—100	48	» р. Гильмимливеем
	72—186	48	» р. Чегитунь *
E. sericeum (Lehm.) DC.	75—122	36	Сев.-Вост. Якутия, пос. Тюбелях
	75—116	36	То же, р. Иньяли
	75—143	36	» пос. Усть-Нера *
	73—70	36	Анюйское нагорье, р. Лельвергыргын
E. sericeum subsp. *arctisibiricum* Petrovsky	70—01	28	о. Врангеля, бух. Роджерс *
	71—6440	28	То же, бух. Сомнительная *
	70—46	28	» р. Гусиная *
	70—215	28	» р. Мамонтовая
	65—404	28	Зап. Чукотка, пос. Апапельхино
	65—416	28	То же, о. Бол. Раутан
	67—37	28	Центр. Чукотка, р. Амгуэма
E. tschuktschorum Jurtz. et Petrovsky	66—165	20	То же, р. Куэквунь
	67—184K	20	» хр. Искатень *
	77—237	20	Южная Чукотка, хр. Пекульней
	77—413	20	То же, пос. Отрожный
	66—40	20	Анюйское нагорье, пос. Билибино
	73—76	20	То же, р. Бол. Кепервеем
	76—91	20	» р. Мал. Кепервеем
	78—96	20	» р. Люпвеем
Polemonium acutiflorum Willd. ex Roem. et Schult.	S-80—2125	18	Анюйское нагорье, оз. Илирней
P. boreale Adams,	S-77—1850	18	То же, р. Лельвергыргын
Pedicularis verticillata L.	S-79—2071	12	П-ов Ямал, мыс Каменный
Plantago canescens Adams subsp. *jurtzevii* Tzvel.	65—415	12	Зап. Чукотка, о. Бол. Раутан
Antennaria villifera Boriss.	S-80—2135	28	Анюйское нагорье, оз. Тытыль
Arnica frigida C. A. Mey. ex Iljin	76—99K	76	Вост. Чукотка, пос. Янракыннот
A. iljinii (Maguire) Iljin	S-76—1698	56	Анюйское нагорье, р. Тополёвка 1-я
Artemisia arctica Less. subsp. *ehrendorferi* Korobkov	S-76—1985	36	То же
	S-80—2131	36	» оз. Тытыль
	76—117K	36	Вост. Чукотка, о. Аракамчечен
A. bargusinensis Spreng.	S-74—1453	36	Сев.-Вост. Якутия, пос. Усть-Нера
A. borealis Pall.	S-80—2154	18	Анюйское нагорье, р. Тытлиутин
A. flava Jurtz.	80—72	18	То же, р. Быстрянка *
A. jacutica Drob.	S-77—17	18 **	Окрестности г. Якутска
	S-77—1753	36 **	То же
A. kruhsiana Bess.	S-80—2119	18	Анюйское нагорье, оз. Илирней
A. laciniata Willd.	76—30K	54	Сев.-Вост. Якутия, р. Иньяли-устье
	76—67K	54	То же, пос. Тюбелях

Вид, номер образца		2n	Район сбора образца
A. laciniatiformis Kom.	S-80—2142	54	Анюйское нагорье, оз. Илирней
A. subarctica Krasch.	S-65—201	18	Сев. Якутия, пос. Няйба
Aster sibiricus L.	S-78—1962	18	Анюйское нагорье, р. Тавремлян
Leontopodium kurilense Takeda	78—76	52	То же, р. Люпвеем
Nardosmia frigida (L.) Hook.	77—04T	60	Вост. Чукотка, оз. Иони
	77—32T	60	То же, р. Гильмимливеем
N. glacialis Ledeb.	77—15T	56	» гора Иони
	S-79—208	56	Анюйское нагорье, р. Яраквaам
N. gmelinii Turcz. ex DC.	S-78—1966	56	То же, р. Лельвергыргын
	S-80—2123	60	» оз. Илирней
Ptarmica camtschatica Rupr, ex Kom.	71—41T	36 **	Вост. Чукотка, р. Гильмимливеем
Saussurea angustifolia (Willd.) DC.	77—35T	26	То же
S. schanginiana (Wydl.) Fisch. ex Herd.	S-80—2141	36	Анюйское нагорье, оз. Тытыль
S. tilessii Ledeb.	78—08K	48	Южн. Чукотка, р. Гильмимливеем
Senecio atropurpureus (Ledeb.) B. Fedtsch.	69—52Pl	48	Вост. Чукотка, о. Колючин
S. integrifolius (L.) Clairv.	67—44K	48	Зап. Чукотка, р. Гремучая
	67—168K	48	Вост. Чукотка, хр. Искатель
	70—37K	48	То же, оз. Аччен
	77—23T	48	» оз. Иони *
	65—213	48	О. Врангеля, р. Мамонтовая
	SH-70—58	48	О. Врангеля, бух. Сомнительная
	65—454	48	Колымское нагорье, пос. Карамкен
	76—07K	48	Сев.-Вост. Якутия, р. Иньяли-устье
	77—175	48	Южн. Чукотка, хр. Пекульней
	66—68	48	Анюйское нагорье, пос. Билибино
S. tundricola Tolm.	65—36	≈80	Зап. Чукотка, г. Певек
	75—375	≈80	Центр. Чукотка, р. Кувет
Tanacetum boreale Fisch.	S-79—2012	18	Анюйское нагорье, пос. Билибино
	77—406	18	Южн. Чукотка, пос. Отрожный
Taraxacum hyparcticum Dahlst.	SH-85—05	32	О. Врангеля, бух. Сомнительная *
T. korjakorum Chark. et Tzvel.	77—385	24	Южн. Чукотка, Усть-Бельские горы
T. phymatocarpum Vahl	SH-85—01	24	О. Врангеля, бух. Сомнительная *
	SH-85—10	24	То же, р. Гусиная
T. platylepium Dahlst.	SH-85—04	32	То же
T. sibiricum Dahlst.	SH-85—09	24	» бух. Сомнительная
T. tamarae Chark. et Tzvel.	SH-70—60	32	» бух. Роджерс
	SH-83—12	32	Анюйское нагорье, оз. Друмлинное
	SH-85—02	32	О. Врангеля, бух. Сомнительная
T. wrangelicum Tzvel.	SH-85—03	40	То же

Примечание. Двумя звездочками отмечены образцы видов, для которых числа хромосом публикуются впервые. Одной звездочкой отмечены пункты, где определения 2n проведены в значительной повторности.

Чукотка (Жукова, 1969); 2n ≈ 80. N 70—87T, Центр. Чукотка, р. Амгуэма (Жукова, Тихонова, 1973).

A. dioiciformis Kom. — *A. monocephala* DC. 2n ≈ 60. № 65—449, Колымское нагорье (Жукова, 1968). 2n > 70. N 72—196; 2n ≈ 80. № 71—106Pl, Вост. Чукотка (Жукова, 1982). — *A. friesiana* (Trautv.) Ekman. 2n > 60, N 74—99T, Вост. Чукотка (Жукова, 1982).

A. pseudoarenicola Petrovsky — *A. friesiana* (Trautv.) Ekman subsp. *alaskana* (Malte) Hult. 2n=63. N 69—31Pl, Вост. Чукотка (Жукова, Тихонова, 1971).

Senecio hyperborealis Greene — *S. resedifolius* Less. 2n=138. N 70—995, о. Врангеля (Жукова, Петровский, 1972).

Taraxacum alaskanum Rydb. — *T. sibiricum* Dahlst. 2n=32. NN 67—20, 67—146, Вост. Чукотка (Жукова, 1969). — *T. kamtschaticum* Dahlst. 2n=32. N 71—80, Вост. Чукотка (Жукова и др., 1973).

T. arcticum Dahlst. — *T. hyparcticum* Dahlst. 2n=40. N 78—100, Зап. Чукотка (Жукова, Петровский, 1980).

T. lateritium Dahlst. — *T. alaskanum* Rydb. 2n=24. N 79—85, о. Врангеля (Петровский, Жукова, 1981).

T. phymatocarpum Vahl — *T. hyparcticum* Dahlst. 2n=24. NN 79—107, 79—108, 79—134а, 79—190, о. Врангеля (Петровский, Жукова, 1981); № 72—262, Вост. Чукотка (Жукова, 1982).

T. platylepium Dahlst. — *T. hyparcticum* Dahlst. 2n=32. NN 79—55, 79—106, о. Врангеля (Петровский, Жукова, 1981).

T. sibiricum Dahlst. — *T. alaskanum* Rydb. 2n=24. N 74—57, Зап. Чукотка (Жукова, Петровский, 1976); № 79—142, о. Врангеля (Петровский, Жукова, 1981).

T. wrangelicum Tzvel. — *T. hyparcticum* Dahlst. 2n=40. N 79—223, о. Врангеля (Петровский, Жукова, 1981).

ЛИТЕРАТУРА

Агапова Н. Д., Архарова К. Б. Справочник «Хромосомные числа цветковых растений флоры СССР». — Бот. журн., 1981, т. 66, № 11, с. 1671—1672. — *Бочанцев В. П., Петровский В. В. Hediniopsis czukotica* (*Cruciferae*) новый род и вид с Чукотки. — Бот. журн., 1986, т. 71, № 11, с. 1548—1549. — *Жукова П. Г.* Кариосистематическая характеристика некоторых растений Чукотского полуострова. — Бот. журн., 1965, т. 50, № 7, с. 1001—1004. — *Жукова П. Г.* Числа хромосом у некоторых видов растений крайнего северо-востока СССР. II. — Бот. журн., 1967, т. 52, № 7, с. 983—987. — *Жукова П. Г.* Числа хромосом у некоторых видов растений северо-востока СССР. III. — Бот. журн., 1968, т. 53, № 3, с. 365—368. — *Жукова П. Г.* Числа хромосом у некоторых видов растений северо-востока СССР. IV. — Бот. журн., 1969, т. 54, № 12, с. 1985—1990. — *Жукова П. Г.* Хромосомные числа некоторых видов растений Южной Чукотки. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 1, с. 51—59. — *Жукова П. Г.* Числа хромосом некоторых видов растений северо-востока Азии. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 3, с. 360—365. — *Жукова П. Г., Коробков А. А., Тихонова А. Д.* Хромосомные числа некоторых видов растений востока арктической Якутии. — Бот. журн., 1977, т. 62, № 2, с. 229—234. — *Жукова П. Г., Петровский В. В.* Хромосомные числа некоторых цветковых растений о. Врангеля. — Бот. журн., 1971, т. 56, № 2, с. 294—305. — *Жукова П. Г., Петровский В. В.* Хромосомные числа некоторых цветковых растений острова Врангеля. II. — Бот. журн., 1972, т. 57, № 4, с. 554—562. — *Жукова П. Г., Петровский В. В.* Хромосомные числа некоторых видов растений Западной Чукотки. — Бот. журн., 1975, т. 60, № 3. с. 395—401. — *Жукова П. Г., Петровский В. В.* Хромосомные числа некоторых видов растений Западной Чукотки. II. — Бот. журн., 1976, т. 61, № 7, с. 963—969. — *Жукова П. Г., Петровский В. В.* Хромосомные числа некоторых видов растений Западной Чукотки. III. — Бот. журн., 1977, т. 6, № 8, с. 1215—1223. — *Жукова П. Г., Петровский В. В.* Хромосомные числа и таксономия некоторых видов растений Анюйского нагорья. — Бот. журн., 1980, т. 65, № 5, с. 651—659. — *Жукова П. Г., Петровский В. В., Плиева Т. В.* Хромосомные числа и таксономия некоторых видов растений Сибири и Дальнего Востока. — Бот. журн., 1973, т. 58, № 9, с. 1331—1342. — *Жукова П. Г., Тихонова А. Д.* Хромосомные числа некоторых видов растений Чукотки. I. — Бот. журн., 1971, т. 56, № 6, с. 868—875. — *Жукова П. Г., Тихонова А. Д.* Хромосомные числа некоторых видов растений Чукотки. II. — Бот. журн., 1973, т. 58, № 3, с. 395—402. — *Петровский В. В., Жукова П. Г.* Цитотаксономический обзор однодольных растений острова Врангеля. — Бот. журн., 1978, т. 63, № 9, с. 1258—1273. — *Петровский В. В., Жукова П. Г.* Хромосомные числа и таксономия некоторых видов растений острова Врангеля. — Бот. журн., 1981, т. 66, № 3, с. 380—387. — *Цвелёв Н. Н., Жукова П. Г.* Кариосистематическое исследование *Taraxacum* (*Asteraceae*) Северо-Восточной Азии. — Бот. журн., 1986, т. 71, № 12, с. 1621—1628. — *Юрцев Б. А., Жукова П. Г.* Хромосомные числа некоторых растений Северо-Восточной Якутии (бассейн среднего течения реки Индигирки) — Бот. журн., 1982, т. 67, № 6, с. 778—787.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 23 III 1987.

УДК 58 : 531.42 (235.31)
Бот. журн., т. 72, № 12

Н. М. Деева, Б. Н. Норин

ЗАПАСЫ И СТРУКТУРА РАСТИТЕЛЬНОЙ МАССЫ ПОДГОЛЬЦОВЫХ ОЛЬХОВНИКОВ СЕВЕРО-ЗАПАДНОЙ ЧАСТИ ПЛАТО ПУТОРАНА

N. M. DEYEVA, B. N. NORIN. THE AMOUNT AND STRUCTURE OF PHYTOMASS OF SUBGOLTSY ALDER FORESTS IN THE NORTH-WESTERN PART OF THE PUTORANA PLATEAU

Определены запасы растительной массы подгольцового ерниково-голубично-мохового ольховника, в котором выделены 4 микрогруппировки: ольховая, ерниковая, злаковая и каменистая. Выявлено соотношение надземного и подземного компонентов растительной массы. Изучена вертикальная структура надземной фитомассы, ее фракционный состав. Определен годичный прирост растительной массы.

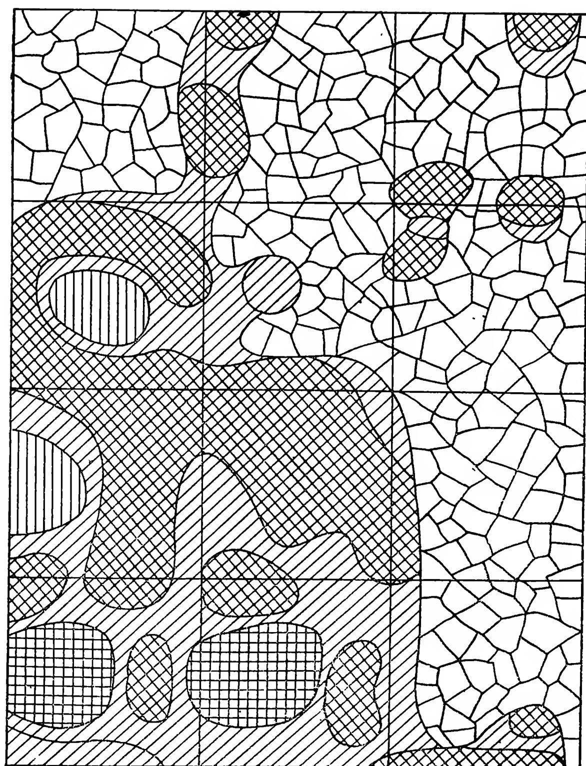
В северо-западной части плато Путорана (район оз. Капчук) растительность четко подразделяется на 3 горных пояса: северотаежный (лесной), подгольцовый и гольцовый (горно-тундровый). Северотаежный пояс начинается на высотах 50—60 м над ур. м. (уровень воды в озерах Лама и Капчук). Нижняя граница подгольцового пояса находится на высоте 200—250 м над ур. м. на склонах северной экспозиции, и на высоте 400—500 м на склонах южной экспозиции. На северных склонах пояс тянется на 250—400 м, на южных склонах протяженность его сокращается до 100—200 м. С высоты 500—650 м над ур. м. начинается пояс горных тундр.

В подгольцовом поясе господствуют кустарниковые заросли из *Alnus fruticosa*. Полоса ольховников хорошо выражена на северных склонах, на южных она нередко прерывается, иногда ольха встречается здесь в виде отдельных кустов или их небольших скоплений. Наиболее широко распространены кустарничковые и ерниковые ольховники, травяные ольховники занимают незначительные площади. В ольховниках часто можно встретить отдельные деревья *Larix gmelinii*, расположенные на расстоянии до 50 м друг от друга. Ерниковые заросли из *Betula nana* в районе исследования имеют ограниченное распространение. Фрагменты ивняков из *Salix hastata*, *S. lapponum*, *S. saxatilis* встречаются на пониженных влажных участках, нередко в ложбинах стока.

В качестве объекта изучения нами был выбран ерниково-голубично-моховой ольховник, расположенный на склоне в 30—35° северо-западной экспозиции на высоте 350 м над ур. м. В этом ольховнике выделены 4 микрогруппировки: ольховая, ерниковая, злаковая и каменистая (см. рисунок). Приводим характеристику данных микрогруппировок.

Микрогруппировка *Alnus fruticosa*. Сомкнутость крон ольхи 0.7—0.8, высота кустов 1.5—3.0 м, проективное покрытие 50 %. В травяно-кустарничковом ярусе доминирует *Vaccinium uliginosum* ($cop._1$), остальные виды единичны (sol.): *Boschniakia rossica*, *Cassiope tetragona*, *Equisetum pratense*, *Festuca altaica*, *Ledum palustre*, *Ribes triste*, *Rubus sachalinensis*, *Saxifraga nelsoniana*, *Solidago dahurica*, *Stellaria* sp., *Trisetum altaicum*, *Vaccinium vitis-idaea*. В лишайниково-моховом ярусе, имеющем покрытие 60 %, преобладают *Pleurozium schreberi* (25 %), *Hylocomium splendens* (15 %), *Polytrichum juniperinum*; кроме этих видов, в сложении яруса участвуют *Dicranum congestun*, *D. elongatum*, *Drepanocladus uncinatus*, *Polytrichastrum fragile*, *Ptilidium ciliare*. Среди лишайников наиболее обильны *Cladina stellaris*, *C. rangiferina*, *Cetraria islandica*.

Микрогруппировка *Betula nana*. Сомкнутость крон березки 0.6, высота кустов до 0.6 м, проективное покрытие 30 %. В травяно-кустарничковом ярусе также доминирует *Vaccinium uliginosum* ($cop._2$), довольно заметно участие осок (*Carex melanocarpa*, *C. umbrosa* subsp. *sabynensis*), остальные виды единичны (sol.) — *Cassiope tetragona*, *Empetrum nigrum*, *Equisetum pratense*, *Ledum palustre*, *Linnaea borealis*, *Lycopodium annotinum* subsp. *pungens*, *L. clavatum*, *Pedicularis lapponica*, *Salix hastata*, *Saxifraga nelsoniana*, *Stellaria* sp., *Vaccinium vitis-idaea*, *Valeriana capitata*. Лишайниково-моховой



План пробной площади 30×40 м в подгольцовом ерниково-голубично-моховом ольховнике.

1 — проекции крон *Alnus fruticosa*, 2 — микрогруппировка *A. fruticosa*, 3 — микрогруппировка *Betula nana*, 4 — микрогруппировка *Trisetum altaicum*, 5 — каменная осыпь.

ярус сложен в основном *Pleurozium schreberi* (20 %), видами рода *Dicranum* (15 %), *Hylocomium splendens* (10—15 %). Среди лишайников преобладает *Cladina stellaris*. Остальные виды мхов и лишайников единичны: *Drepanocladus uncinatus*, *Pohlia nutans*, *Polytrichastrum fragile*, *Cladina rangiferina*, *Cladonia fimbriata*, *C. pleurota*, *Cetraria islandica*, *Peltigera aphthosa*.

Микрогруппировка *Trisetum altaicum* имеет проективное покрытие 40 %; высота растений до 25 см. В ней безраздельно господствует *Trisetum altaicum* (cop.$_3$), остальные виды малочисленны (sol.) — *Lycopodium clavatum*, *Saxifraga nelsoniana*, *Vaccinium uliginosum*, *V. vitis-idaea*. Лишайниково-моховой покров сложен несколькими видами: *Polytrichum juniperinum* (покрытие 50 %), *Hylocomium splendens* (7—10), *Dicranum majus* (7), *Polytrichum strictum* (1), *Cladina rangiferina* (1), *C. stellaris* (4).

Каменистая микрогруппировка[1] представляет собой каменную осыпь с накипными лишайниками и редкими одиночными особями сосудистых растений между камнями: *Cassiope tetragona*, *Dryas octopetala*, *Dryopteris fragrans*, *Gymnocarpium continentale*, *Saxifraga nelsoniana*, *Vaccinium uliginosum*.

Изучение продуктивности подгольцового ольховника проводили в 1978 г. Этот год не был аномальным по погодным условиям. По данным метеостанции Норильск, среднемесячная температура в мае 1978 г. не отличалась от многолетней среднемесячной. Среднемесячная температура воздуха июня составила 5.5 °C, многолетняя среднемесячная температура данного месяца — 6.1°. Среднемесячные же температуры воздуха июля (15.8°) и августа (11.4°) были несколько выше многолетних среднемесячных (13.7 и 10.0° соответственно). Среднегодовое количество осадков в 1978 г. приближалось к среднему многолетнему. Лето этого года было довольно сухим. С июня по сентябрь выпало 82.4 мм осадков, средняя многолетняя сумма осадков за этот период составила 158.3 мм.

Выявление запасов растительной массы проводили на учетной площадке размером 1200 м². Сбор материала и его обработку осуществляли по общепринятым методическим руководствам (Александрова, 1958; Молчанов, Смирнов, 1967; Родин и др., 1968). Общее количество органического вещества учитывалось по отдельным ярусам в пределах каждой группировки. В кустарниковом ярусе масса *Alnus fruticosa* определялась методом средних моделей, для выявления которых производилось измерение диаметров ветвей у поверхности

[1] Ввиду незначительности массы накипных лишайников и сложности ее определения запас растительной массы в каменистой микрогруппировке не учитывался.

почвы. По выделенным классам толщины отбирали модельные ветви (по 3 средних ветви в каждом из 3 классов толщины), которые подвергались последующему подразделению на отдельные фракции. Надземную массу оценивали путем взятия укосов с 20 площадок в каждой микрогруппировке. Для лишайниково-мохового яруса брали площадки размером 25×25 см, для травяно-кустарничкового — 50×50 см. Укосы разбирали по видам. Для цветковых растений устанавливали фракционный состав массы. У многолетнезеленых кустарничков листья текущего года и листья прошлых лет взвешивали отдельно. За линию раздела надземной и подземной растительной массы принимали границу между зеленой, живой, частью мхов и побуревшей, отмершей. Стебли кустарничков и трав из дернины живой части мхов и лишайников присоединяли к надземной массе. Для определения подземной массы *Alnus fruticosa* проводили тщательную раскопку корневой системы модельных ветвей. Для оценки массы мелких корней ольхи, корней кустарничков и трав, а также измельченной органической массы брали почвенные монолиты размером 25×25 см и на глубину проникновения корневой системы. Монолиты делили послойно и промывали с помощью серии сит с последовательно уменьшающимся диаметром ячеи до 0.25 мм. Прирост ольхи определяли суммированием прироста многолетних частей ольхи, рассчитанного на основании данных о возрасте и массе модельных ветвей, а также массы листьев, годичных побегов и генеративных органов. Прирост кустарничков оценивали по весу зеленых листьев текущего года и годичных побегов. Прирост многолетних частей кустарничков, составляющий незначительную часть общего запаса фитомассы, в расчет не принимали (Андреяшкина, Горчаковский, 1972). Прирост трав в надземной части принят равным запасу их фитомассы. Текущий прирост массы мхов и лишайников рассчитывали с учетом данных В. И. Левиной (1960) и Г. Е. Вильчек (1984). Изучение сезонного хода роста основных растений исследуемых сообществ показало, что у большинства видов рост годичных побегов завершается к концу июля и лишь у единичных — в начале августа. В связи с этим взятие укосов производили в начале августа, когда запасы фитомассы приближаются к максимальным значениям.

Общий запас органической массы в подгольцовом ерниково-голубично-моховом ольховнике составляет 352.2 ц/га абс. сух. веса. Отмечено небольшое преобладание подземной массы над надземной (табл. 1). Общая надземная масса подгольцового ольховника достигает 152.2 ц/га.

ТАБЛИЦА 1

Запасы надземной и подземной растительной массы в микрогруппировках подгольцового ерниково-голубично-мохового ольховника (ц/га абс. сух. веса)

Микрогруппировка	Растительная масса		
	надземная		подземная
	общая	живая	
Ольховая	303.0	297.0	363.5
Злаковая	41.2	39.0	409.4
Ерниковая	71.3	70.4	215.9
В целом по сообществу	152.2	149.2	200.0

По данным В. Н. Паутовой (1976), надземная фитомасса лишайниковых подгольцовых ольховников юго-западной части плато Путорана (без учета фитомассы лишайниково-мохового яруса) в среднем составляет 77 ц/га сырого веса (37.5 ц/га абс. сух. веса), на отдельных участках лишайниковых ольховников запасы надземной фитомассы достигают 1050 ц/га. 85.4 % надземной фитомассы подгольцового ольховника района исследования создается за счет кустарников, в первую очередь *Alnus fruticosa*. Незначительно участие кустарничков (2.4) и трав (0.6 %). Мхи составляют 7.8 надземной фитомассы, лишайники — 3.8 %.

На долю зеленой массы растений ольховника приходится 21.1 ц/га, что составляет 14.1 % надземной фитомассы, 55 % этой массы образовано мхами, 39 — кустарниками и лишь 6 — кустарничками и травами. Листовая масса ольховника составляет 9.2, масса ветвей и стеблей — 122.7 ц/га.

Разные микрогруппировки подгольцового ольховника по запасам органического вещества различаются между собой довольно заметно, наиболее яркие различия проявляются при сравнении запасов надземной растительной массы. Так, надземная масса ольховой микрогруппировки достигает 303.0, ерниковой — 71.3, злаковой — 41.2 ц/га. В подземной части разных микрогруппировок ольховника различия в количестве накапливаемого органического вещества менее существенны. Во всех микрогруппировках преобладает подземная растительная масса, наибольшее ее преобладание выявлено в злаковой микрогруппировке (отношение надземной массы к подземной составляет 1 : 9.9), наименьшее — в ольховой (1 : 1.2). Данные о вертикальном распределении надземной фитомассы разных микрогруппировок подгольцового ольховника приведены в табл. 2.

ТАБЛИЦА 2

Вертикальное распределение надземной фитомассы в микрогруппировках подгольцового ерниково-голубично-мохового ольховника (ц/га абс. сух. веса)

Ярус	Микрогруппировка			В целом по сообществу
	ольховая	злаковая	ерниковая	
Кустарниковый	258.6	—	27.3	127.4
Травяно-кустарничковый	8.6	4.2	5.4	4.5
Лишайниково-моховой	29.8	34.8	37.7	17.3
Всего	297.0	39.0	70.4	149.2

Основа фитомассы подгольцового ольховника создается кустарниковым ярусом, наименьшее количество органического вещества — в травяно-кустарничковом ярусе. В кустарниковом ярусе ольховой микрогруппировки по сравнению с ерниковой надземной растительной массы накапливается в 9.5 раза больше. Фитомасса кустарничкового яруса разных микрогруппировок ольховника колеблется от 4.2 до 8.6 ц/га. Наибольшее накопление органического вещества в травяно-кустарничковом ярусе ольховой микрогруппировки по сравнению с другими микрогруппировками связано, видимо, как с более благоприятным снеговым режимом, так и с более благоприятными почвенными условиями, создаваемыми под влиянием листового опада ольхи и воздействием азотфиксирующих микроорганизмов на корнях данного кустарника. В микрогруппировках с худшим развитием трав и кустарничков запасы фитомассы лишайниково-мохового яруса несколько выше. Суммарные же запасы травяно-кустарничкового и лишайниково-мохового ярусов во всех микрогруппировках очень близки и колеблются от 38.4 в ольховой микрогруппировке до 43.1 ц/га в ерниковой.

В ольховой микрогруппировке на долю кустарникового яруса приходится 87.1 % всей ее надземной фитомассы, в ерниковой — всего 38.8. Здесь резко возрастает роль лишайниково-мохового яруса (53.5 %). В злаковой же микрогруппировке преобладающая часть надземной фитомассы слагается лишайниково-моховым ярусом (89.2 %). В ольховой микрогруппировке доля этого яруса составляет всего 10 %. Участие травяно-кустарничкового яруса во всех микрогруппировках незначительно (2.9—7.7 %).

Сведения о фракционном распределении фитомассы кустарникового яруса в подгольцовом ольховнике представлены в табл. 3.

В кустарниковом ярусе ольховой микрогруппировки на долю листьев приходится 6.1 % фитомассы яруса, на долю многолетних частей ветвей — 92.9, побегов текущего года — 1.0. В кустарниковом ярусе ерниковой микрогруппировки доля листьев возрастает до 16.5 % фитомассы яруса. В целом же по

ТАБЛИЦА 3

Фракционное распределение надземной фитомассы кустарникового яруса подгольцового ерниково-голубично-мохового ольховника (ц/га абс. сух. веса)

Фракция	*Alnus fruticosa*	*Betula nana*	В целом по сообществу
Листья	15.8	4.5	7.9
Побеги текущего года	2.7	0.1	1.3
Ветви	240.2	22.7	118.2

сообществу на долю листьев кустарникового яруса приходится 6.2 % фитомассы данного яруса.

Данные табл. 4 характеризуют фракционное распределение надземной фитомассы травяно-кустарничкового яруса. Листовая масса травяно-кустарничкового яруса составляет 35.3 % от всей фитомассы яруса (в ольховой микрогруппировке — 33.5 %, ерниковой — 34.1, злаковой — 81.9).

ТАБЛИЦА 4

Фракционное распределение надземной фитомассы травяно-кустарничкового яруса в микрогруппировках подгольцового ерниково-голубично-мохового ольховника (г/м² абс. сух. веса)

Фракция	Микрогруппировка			В целом по сообществу
	ольховая	злаковая	ерниковая	
Листья:				
текущего года	27.3	33.9	17.1	15.1
прошлых лет	1.5	0.5	1.3	0.8
Стебли:				
однолетние	6.9	2.8	4.8	3.7
многолетние	48.0	4.8	30.5	24.3
Генеративные побеги	2.3	—	0.3	1.1
Всего	86.0	42.0	54.0	45.0

ТАБЛИЦА 5

Надземная фитомасса основных видов травяно-кустарничкового яруса подгольцового ерниково-голубично-мохового ольховника (г/м² абс. сух. веса)

Вид	Микрогруппировка			В целом по сообществу
	ольховая	злаковая	ерниковая	
Vaccinium uliginosum	71.7	6.2	43.4	37.9
Trisetum altaicum	4.3	32.6	—	3.3
Vaccinium vitis-idaea	2.9	1.3	2.8	1.6
Ledum palustre	5.2	—	0.9	2.6

Основная доля надземной фитомассы травяно-кустарничкового яруса подгольцового ольховника создается за счет голубики (3.8 ц/га), причем преобладающая часть этой фитомассы сосредоточена в ольховой микрогруппировке (табл. 5).

Данные о запасах фитомассы основных видов мхов и лишайников в разных микрогруппировках сообщества представлены в табл. 6. В ерниковой микро-

группировке запасы фитомассы мхов и лишайников довольно близки, в остальных 2 микрогруппировках масса мхов в 2—3 раза превышает массу лишайников. Масса мхов образована главным образом *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Polytrichum juniperinum*. В злаковой микрогруппировке особенно заметно возрастание роли *Polytrichum juniperinum*. Основную массу лишайников в подгольцовом ольховнике составляют *Cladina stellaris*, *C. rangiferina*, *Cetraria islandica*, причем масса первого вида преобладает во всех микрогруппировках.

ТАБЛИЦА 6

Надземная фитомасса наиболее распространенных видов мхов и лишайников в подгольцовом ерниково-голубично-моховом ольховнике (г/м² абс. сух. веса)

Вид	Микрогруппировка			В целом по сообществу
	ольховая	злаковая	ерниковая	
Hylocomium splendens	57.3	73.0	47.3	32.3
Pleurozium schreberi	78.3	11.7	63.3	41.4
Polytrichum juniperinum	50.7	113.0	12.5	28.9
Dicranum sp. sp.	11.6	63.4	50.4	9.9
Drepanocladus uncinatus	12.1	—	1.2	6.0
Cladina stellaris	45.7	59.4	112.1	29.1
C. rangiferina	29.4	13.9	33.8	16.2
Cetraria islandica	13.0	11.7	38.4	8.4

Масса живых частей стеблей трав и кустарничков, находящихся в толще дернины живой части мхов и лишайников, довольно существенна: в злаковой микрогруппировке она достигает 25 % от фитомассы лишайниково-мохового яруса, в ольховой — 13.8, в ерниковой — 11.5.

Запасы подземной растительной массы подгольцового ольховника составляют 200.0 ц/га (табл. 1). Наименьший запас подземной растительной массы выявлен в ерниковой микрогруппировке, в ольховой и злаковой микрогруппировках эти запасы довольно близки. На долю отмерших частей мхов и лишайников приходится 26.7 ц/га (13.4 % от всей подземной массы), на долю корней *Alnus fruticosa* — 32.8 ц/га (16.4 %). В подземной сфере сообщества значительна масса измельченных растительных остатков. Наиболее насыщены корнями верхние 0—5 см почвы. В ерниковой микрогруппировке в данном слое почвы сосредоточено 66.0 % подземной массы, находящейся в деятельном слое почвы, в слое почвы 5—15 см — 16.7 %, в слое 15—25 см — 11.3, в слое 25—35 см — 4.1 и в слое 35—45 см — 1.9. В ольховой микрогруппировке в слое почвы 0—5 см находится 70.3 % подземной массы, в слое 5—15 см — 14.9 %, в слое 15—25 см — 9.9, в слое 25—35 см — 3.8 и в слое 35—45 см — 1.1. В злаковой микрогруппировке отмечено менее резкое снижение запасов подземной растительной массы по вертикальному профилю почвы.

В связи с тем что годичный прирост мхов и лишайников определен расчетным путем, данные о текущем приросте надземной фитомассы подгольцового ольховника следует рассматривать как ориентировочные. Прирост надземной массы ольховника за год достигает 13.5 ц/га (9.0 % от надземной фитомассы), при этом текущий прирост кустарникового яруса составляет 9.9 ц/га, травяно-кустарничкового — 1.6, лишайниково-мохового — 2.0. Основа годичного прироста как кустарникового, так и травяно-кустарничкового ярусов слагается листовой массой (79.8 и 75.0 % соответственно). Масса листьев *Alnus fruticosa* достигает 7.7, *Betula nana* — 0.2 ц/га. В травяно-кустарничковом ярусе главную долю прироста создает *Vaccinium uliginosum* (1.4 ц/га). Прирост мхов в подгольцовом ольховнике — 1.7, лишайников — 0.3 ц/га. Годичный прирост массы растений кустарникового яруса составляет 7.8 % от надземной фитомассы данного яруса, лишайниково-мохового — 11.6, травяно-кустарничкового — 35.6.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. Опыт определения надземной и подземной массы растений в арктической тундре. — Бот. журн., 1958, т. 43, № 12, с. 1748—1761. — *Андреяшкина Н. И., Горчаковский П. Л.* Продуктивность некоторых кустарниковых, кустарничковых и травяных сообществ лесотундры и методика ее оценки. — Экология, 1972, № 3, с. 5—12. — *Вильчек Г. Е.* О продуктивности тундровых фитоценозов окрестностей мыса Харасавэй. — Биол. науки, 1984, № 7, с. 67—71. — *Левина В. И.* Определение массы ежегодного опада в двух типах соснового леса на Кольском полуострове. — Бот. журн., 1960, т. 45, № 3, с. 418—423. — *Молчанов А. А., Смирнов В. В.* Методика изучения прироста древесных растений. М.: Наука, 1967. 59 с. — *Паутова В. Н.* Надземная масса и транспирация растений некоторых сообществ в зоне тундролесья. — В кн.: Природно-ландшафтные основы озер Путорана (Путоранская озерная провинция): Тр. Лимнолог. ин-та. Т. 22 (42). Новосибирск: Наука, 1976, с. 92—128. — *Родин Л. Е., Ремезов Н. П., Базилевич Н. И.* Методические указания к изучению динамики и биологического круговорота в фитоценозах. Л.: Наука, 1968. 143 с.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 3 II 1987.

УДК 581.44 : 581.84

Бот. журн., т. 72, № 12

А. А. Паутов

СТРОЕНИЕ СФОРМИРОВАННЫХ УДЛИНЕННЫХ И УКОРОЧЕННЫХ ГОДИЧНЫХ ПОБЕГОВ У ДРЕВЕСНЫХ ДВУДОЛЬНЫХ

A. A. PAUTOV. THE STRUCTURE OF THE FULLY FORMED LONG AND SHORT ANNUAL SHOOTS IN WOODY DICOTYLEDONS

Проведено сравнительное изучение строения сформированных удлиненных и укороченных годичных побегов у 21 вида древесных двудольных растений. Отмечено разнообразие укороченных побегов и показаны возможные пути их возникновения в ходе эволюции таксонов. Для укороченных побегов по сравнению с удлиненными характерны большая паренхиматизация их стебля и меньший объем в нем вторичных проводящих тканей, более узкие сосуды древесины. Обсуждается адаптивное значение укороченных побегов для листопадных древесных растений.

У многих деревьев и кустарников годичные побеги в кроне дифференцированы на удлиненные и укороченные (Wigand, 1854; Hartig, 1878; Troll, 1935; Серебряков, 1962, и др.). Такой диморфизм побегов у семенных растений, не связанных близкими родственными отношениями, позволяет предполагать, что данное явление отражает некоторые общие для эволюции растений закономерности.

Укороченные побеги отличаются от удлиненных меньшим числом метамеров, нередко более короткими междоузлиями (Troll, 1935). По мнению J. E. Gunkel и R. H. Wetmore (1946), недоразвитие междоузлий вызвано быстрым прекращением клеточных делений в коре и сердцевине, слабым удлинением слагающих их клеток. Работы, посвященные сравнительно-анатомическому изучению удлиненных и укороченных побегов, малочисленны. Проведены они на небольшом числе видов. В то же время на необходимость этих исследований указывали такие крупные ботаники, как H. Molisch (цит. по: Herrmann, 1916) и W. Troll (1935).

Настоящая работа посвящена сравнительному изучению сформированных удлиненных и укороченных побегов некоторых древесных двудольных растений, выявлению черт их сходства и различия, что необходимо для решения вопросов о структурной и функциональной специализации годичных побегов, путях и направлениях адаптивной эволюции.

Материал и методика

Материал собран в августе—сентябре 1977—1983 гг. в Ботаническом саду Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР, в Батумском ботаническом саду АН ГССР, а также в Ленинграде и его пригородах. Анатомические препараты изготовляли с использованием общепринятых методик. Рассмотрено строение метамеров в средней части закончивших рост побегов у 21 вида из 20 родов, принадлежащих к 16 семействам: *Aceraceae* (*Acer grosseri* Pax), *Berberidaceae* (*Berberis vulgaris* L., *B. levis* Franch.), *Betulaceae* (*Betula pendula* Roth, *Duschekia kamtschatica* (Regel) Pouzar), *Cercidiphyllaceae* (*Cercidiphyllum japonicum* Siebold), *Ericaceae* (*Enkianthus perulatus* C. K. Schneid.), *Euphorbiaceae* (*Bischofia javanica* Blume), *Eupteleaceae* (*Euptelea polyandra* Siebold et Zucc.), *Fagaceae* (*Fagus orientalis* Lipsky), *Hamamelidaceae* (*Corylopsis sinensis* Hemsl.), *Lardizabalaceae* (*Akebia quinata* Decne.), *Fabaceae* (*Caragana arborescens* Lam.), *Magnoliaceae* (*Magnolia denudata* Desr.), *Moraceae* (*Ficus pumila* L.), *Rosaceae* (*Amelanchier spicata* (Lam.) C. Koch, *Cotoneaster lucidus* Schlecht., *Padus maackii* (Rupr.) Kom., *Sorbus aucuparia* L.), *Salicaceae* (*Populus alba* L.), *Theaceae* (*Stuartia pseudocamellia* Maxim.).

Результаты исследования и их обсуждение

Укороченные побеги изученных растений довольно разнообразны. Они различаются ритмом развития, типом нарастания, наличием или отсутствием генеративных органов, степенью развития междоузлий, продолжительностью жизни.

У исследованных растений способность к дифференциации побегов на удлиненные и укороченные неодинакова. Нередко она изменяется и в онтогенезе. Обычно с возрастом растений, как это отмечал еще M. Büsgen (1927), в кроне возрастает доля укороченных побегов. У многих изученных нами видов (*Betula pendula*, *Caragana arborescens*, *Fagus orientalis* и др.) ежегодно из большого числа боковых почек, заложенных в предыдущий вегетационный период, развиваются укороченные вегетативные побеги. Нередко (например, у *Padus maackii*, *Amelanchier spicata*) из боковых почек появляются главным образом укороченные генеративные побеги и лишь из немногих — укороченные вегетативные. Обильное образование генеративных побегов сопряжено часто с тем, что на удлиненных материнских осях вовсе не образуются укороченные вегетативные побеги (представители рода *Salix*).

В литературе имеются указания на то, что укороченные вегетативные побеги нетипичны для растений с крупными листьями (Wigand, 1854). Такие листья, расположенные на побегах с сильно сближенными узлами, неизбежно бы затеняли друг друга. Часто укороченные побеги отсутствуют или слабо выражены у тех растений, побеги ветвления которых формируют крупные терминальные соцветия (виды родов *Paulownia*, *Syringa*).

Широкая представленность укороченных побегов у древесных растений и их большое разнообразие позволяют предполагать, что становление этого типа побега осуществлялось разными путями. В эволюции цветковых растений можно выделить 2 основных способа их возникновения. Первый связан с сокращением числа зеленых листьев генеративного побега. Экологическую значимость явления подробно обосновал И. Г. Серебряков (1962). По его данным, весеннее развертывание и рост генеративных побегов протекают в базипетальной последовательности: вначале раскрываются терминальный одиночный цветок или верхушечное соцветие и лишь затем — нижесидящие листья, что влечет за собой их большее или меньшее недоразвитие. Сильная специализация генеративных побегов, как считает Серебряков (1962), приводит к раннему зацветанию растений. Это особенно важно в условиях с коротким вегетационным периодом.

Второй путь обусловлен уменьшением числа метамеров вегетативного побега. Проведенное нами изучение строения и развития годичных побегов *Populus alba* показало, что листья укороченных побегов сходны по своему строению с листьями, расположенными в основании удлиненных побегов (Паутов, 1984).

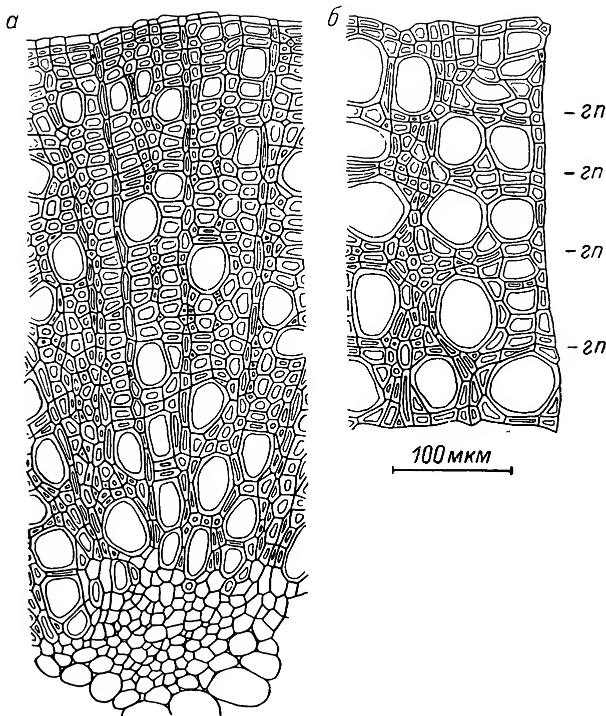


Рис. 1. Фрагмент поперечного среза древесины стебля удлиненного (*а*) и укороченного (*б*) побегов *Populus alba*.

гп — граница годичного прироста.

Эти 2 типа побегов морфологически не различимы на первых этапах формирования. Аналогичная картина наблюдалась другими исследователями (Troll, 1935; Critchfield, 1960, и др.) у целого ряда растений, что указывает на общий характер данного явления. Нижние метамеры удлиненных побегов, как и метамеры укороченных вегетативных побегов, обычно отличаются от метамеров в средней части удлиненного побега также более короткими междоузлиями и слаборазвитыми вегетативными почками.

Сходство в строении и развитии укороченных побегов и первых метамеров удлиненных побегов является, вероятно, отражением сходного строения конуса нарастания в момент их заложения. Видимо, по этой причине сопоставление строения апикальных меристем удлиненных и укороченных побегов, проведенное J. E. Gunkel и R. H. Wetmore (1946), не выявило между ними различий.

Приведенные выше данные позволяют предположить, что второй путь возникновения укороченного побега связан с сокращением или полным выпадением фазы заложения метамеров вне почки, характерной для удлиненного побега.

В результате сокращения числа листьев на побеге в стеле наблюдается подавление вторичного роста. Это выражается в уменьшении числа элементов вторичной ксилемы и флоэмы, возникающих ежегодно из камбия (рис. 1).

Кроме чисто количественных различий в строении проводящих тканей удлиненных и укороченных побегов, существуют различия и в их составе. Так, усиливается паренхиматизация данных тканей в укороченных побегах ряда видов. Известно, что древесинная паренхима образуется из камбия при отсутствии сильной индукции, идущей от листа (Александров, Александрова, 1932). В укороченных побегах *Populus alba*, имеющих только один сформированный лист срединной формации, вторичные проводящие ткани дифференцируются лишь в листовом следе и участках, прилегающих к его пучкам. Между этими проводящими тканями находится зона, в которой камбий продуцирует главным образом паренхиму. В укороченных побегах *Duschekia kamtschatica* отме-

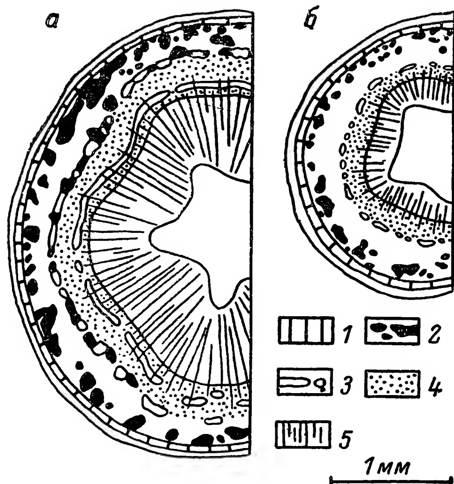


Рис. 2. Схема поперечного среза основания стебля удлиненного (*а*) и укороченного (*б*) побегов *Populus alba*.

1 — колленхима, 2 — склереиды, 3 — лубяные волокна, 4 — флоэма, 5 — древесина.

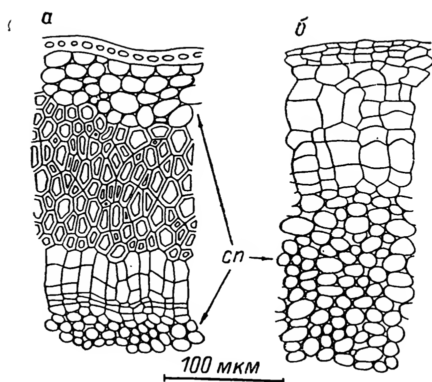


Рис. 3. Строение коры стебля у закончивших рост удлиненного (*а*) и укороченного (*б*) побегов *Berberis vulgaris*.

сп — слои паренхимных клеток.

чено более частое по сравнению с удлиненными расположение радиальных лучей. Они отделены друг от друга меньшим числом продольных элементов древесины.

У многих растений (например, у *Populus alba*, *Cercidiphyllum japonicum*, *Caragana arborescens*, *Magnolia denudata*) во вторичной флоэме стеблей удлиненных побегов дифференцируются лубяные волокна. Этот тип механической ткани отсутствует или представлен единичными волокнами в укороченных побегах этих растений (рис. 2). В стеле всех исследованных укороченных побегов меньше объем первичных лубяных волокон, чем у удлиненных побегов. Склереиды, которые нередко формируются в зоне этой механической ткани удлиненных побегов, в укороченных побегах дифференцированы слабо. Здесь уменьшается их число, клеточные стенки становятся более тонкими. Подобная картина наблюдается, в частности, в укороченных побегах *Betula pendula*, *Populus alba*, *Padus maackii*.

Для древесины укороченных побегов изученных растений типичен меньший диаметр сосудов по сравнению с удлиненными побегами, что согласуется с данными A. Herrmann (1916). Так, в удлиненных побегах *Akebia quinata* просветы сосудов, по терминологии А. А. Яценко-Хмелевского (1954), довольно малые (их тангентальный диаметр около 60 мкм), а в укороченных — чрезвычайно малые (тангентальный диаметр немногим более 15 мкм).

Изучение строения сердцевины показало, что у одних видов она может быть шире в укороченных побегах (*Cercidiphyllum japonicum*, *Berberis levis*, *Caragana arborecsens*), у других, напротив, в удлиненных (*Fagus orientalis*, *Duschekia kamtschatica*, *Amelanchier spicata*). В ряде случаев клетки сердцевины разного типа побегов различаются по своей форме, содержимому. Например, в центральной части сердцевины удлиненных побегов *Bischofia javanica* и *Populus alba* вокруг мелких, более округлых клеток, которые равномерно распределены в толще сердцевины, расположены значительно более крупные, вытянутые клетки. В укороченных же побегах этих растений все клетки сердцевины сходны по своей форме. В сердцевине удлиненных побегов *Amelanchier spicata*, *Padus maackii* эргастические вещества откладываются главным образом в ее наружной части, в то время как в их розеточных побегах эти вещества накапливаются в равной степени не только по периферии, но и в центральной части этой зоны стелы.

Кора укороченных побегов многих видов отличается большей шириной. Особенно это характерно для розеточных побегов. Следует также отметить, что клетки коры в укороченных побегах из-за более слабого прироста тканей стелы

часто менее сдавлены в тангентальном направлении, чем аналогичные клетки в удлиненных побегах.

Рассмотрение вторичной покровной ткани не выявило ее преимущественного развития у удлиненных или укороченных побегов. В ряде случаев у розеточных побегов защитную функцию выполняют сильно сближенные основания почечных чешуй и листьев срединной формации.

Побеги изученных нами растений различаются по месту заложения пробкового камбия. Как правило, заложение феллогена одинаково в удлиненном и укороченном побеге. Сопоставление строения удлиненных и укороченных побегов видов рода *Berberis*, однако, показало, что в первых из них между флоэмой и перидермой сохраняется большее число живых паренхимных клеток (рис. 3). Это указывает на заложение феллогена у таких растений в более глубоких слоях коры удлиненных побегов по сравнению с укороченными.

Укороченные побеги имеют большое приспособительное значение для древесных растений. Одна из функций этого типа побегов — обогащение кроны листьями. Особенно важное значение она приобретает при переходе от вечнозелености к листопадности. Характерной чертой многих древесных вечнозеленых растений тропического дождевого леса является слабое ветвление кроны, отсутствие на облиственных ветвях боковых побегов (Варминг, 1901; Ричардс, 1961). Увеличение числа побегов в кроне листопадного растения в определенной мере компенсирует меньшую продолжительность жизни его отдельных листьев и их формирование лишь на последнем годичном приросте.

В условиях с выраженной сезонностью климата существенное значение имеет способность растений к быстрому завершению ростовых процессов (Борисовская, 1971). Для растений с длительно растущими листьями крайне адаптивной оказалась тенденция к сокращению их числа на побеге, недоразвитию междоузлий и вегетативных пазушных почек с одновременным увеличением количества таких побегов в кроне. Формирование листьев на укороченных побегах приводит к тому, что все они рано развиваются и длительно функционируют в течение вегетационного периода. Так, у *Populus alba* в условиях Ленинградской обл. рост листьев укороченных побегов прекращается в июне, в то время как последние листья удлиненных побегов иногда не успевают завершить развитие и к осени. Следует также подчеркнуть, что вследствие заложения листьев укороченных побегов в почке первые, наиболее уязвимые этапы их формирования протекают под защитой почечных покровов.

В листьях вечнозеленых растений в большом количестве накапливается крахмал (Келлер, 1948; Куликов, 1984). У листопадных древесных растений запасающую функцию нередко выполняют укороченные побеги. Этому способствует сильная паренхиматизация их стебля, которая, как было показано выше, осуществляется разными путями. Частое развитие генеративных органов именно на укороченных побегах хорошо согласуется с фактами накопления в тканях этих побегов большого количества питательных веществ. Формирующиеся органы используют прежде всего те резервы, которые расположены поблизости от места их заложения (Крамер, Козловский, 1983). Следует также подчеркнуть, что недоразвитие междоузлий и боковых вегетативных почек приводит к тому, что пластические вещества практически не используются на построение их элементов и, следовательно, в большей мере могут расходоваться на формирование репродуктивных органов.

Проведенное исследование показало, что укороченные побеги изученных древесных двудольных столь же разнообразны по своему внешнему и внутреннему строению, как и их удлиненные побеги. Это вызвано тем, что укороченные побеги возникали в ходе эволюции неоднократно у разных, часто далеко отстоящих друг от друга в систематическом отношении, групп покрытосеменных растений. Однако можно выделить некоторые общие черты строения, отличающие укороченные побеги от удлиненных. В морфологическом отношении это меньшее число метамеров и часто более короткие междоузлия, а для моноподиально нарастающих укороченных побегов также слаборазвитые боковые вегетативные почки; в анатомическом — большая паренхиматизация их стебля, сниженная активность камбия и как следствие этого уменьшение объема вторичных тканей, меньший диаметр сосудов древесины. По своему строению

метамеры укороченных побегов наиболее сходны с первыми метамерами удлиненных побегов. Вероятно, такое сходство обусловлено одинаковым строением апикальных меристем у обоих типов побегов в момент заложения на них данных метамеров.

Формирование укороченных побегов имеет для листопадных древесных большое адаптивное значение. Благодаря им происходит сокращение сроков развития листвы растения, усиливается ветвление, увеличивается общая масса листьев, достигается более равномерное их распределение в кроне. Сильное развитие паренхимы в оси укороченного побега способствует выполнению им запасающей функции.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Г., *Александрова О. Г.* О влиянии веток на структуру стебля травянистого растения. — Тр. по прикл. бот., генет. и селекции. Л., 1932, сер. III, № 2, с. 3—109. — *Борисовская Г. М.* Формирование листовых органов и их роль в развитии побега древесных растений: Автореф. дис. . . . канд. биол. наук. Л., 1971. 19 с. — *Варминг Е.* Экологическая география растений. М.: Типография И. А. Баландина, 1901. 542 с. — *Келлер Б. А.* Основы эволюции растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1948. 207 с. — *Крамер Т. Д.*, *Козловский Т. Т.* Физиология древесных растений. М.: Лесн. пром-сть, 1983. 464 с. — *Куликов Г. В.* Биоэкологические основы интродукции покрытосеменных вечнозеленых древесных растений на Черноморском побережье СССР (Крым, Кавказ): Автореф. дис. . . . д-ра биол. наук. М., 1984. 40 с. — *Паутов А. А.* Строение удлиненных и укороченных годичных побегов *Populus alba* L. (*Salicaceae*). — Вестн. ЛГУ. Биология, 1984, № 15, с. 48—53. — *Ричардс П.* Тропический дождевой лес. М.: Изд-во иностр. лит., 1961. 448 с. — *Серебряков И. Г.* Морфология вегетативных органов высших растений. М.: Сов. наука, 1962. 391 с. — *Яценко-Хмелевский А. А.* Основы и методы анатомического исследования древесины. М.: Изд-во АН СССР, 1954. 337 с. — *Büsgen M.* Bau und Leben unserer Waldbäume. Jena: Fischer, 1927. 426 S. — *Critchfield W. B.* Leaf dimorphism in *Populus trichocarpa*. — Amer. J. Bot., 1960, vol. 47, N 8, p. 699—711. — *Gunkel J. E.*, *Wetmore R. H.* Studies of development in long shoots and short shoots of *Ginkgo biloba* L. I. The origin and pattern of development of the cortex, pith and procambium. — Amer. J. Bot., 1946, vol. 33, N 4, p. 285—295. — *Hartig Th.* Anatomie und Physiologie der Holzpflanzen. Berlin: Julius Springer, 1878. 412 S. — *Herrmann A.* Über die Unterschiede in der Anatomie der Kurz- und Langtriebe einiger Holzpflanzen. — Öster. Bot. Zeitschr., 1916, N 1—2, S. 34—51. — *Troll W.* Vergleichende Morphologie der höheren Pflanzen. Berlin: Borntraeger, 1935, Bd 1. 955 S. — *Wigand A.* Der Baum. Betrachtungen über Gestalt und Lebensgeschichte der Holzgewächse. Braunschweig: Viewag und Sohn, 1854. 254 S.

Ленинградский государственный университет. Получено 12 II 1987.

УДК 581.51 (571.651.8) Бот. журн., т. 72, № 12

И. В. Игнатенко, А. Ш. Оганесян

РАСТИТЕЛЬНАЯ МАССА НЕКОТОРЫХ ТИПОВ ТУНДРЫ ОСТРОВА ВРАНГЕЛЯ [1]

I. V. IGNATENKO A. SH. OGANESYAN. THE PHYTOMASS OF SOME TUNDRA TYPES OF VRANGEL ISLAND

Рассматриваются данные учетов общей растительной массы в двух наиболее распространенных на о. Врангеля типах тундр, сравниваются с аналогичными показателями из других провинций арктической тундры и делается вывод о целесообразности отнесения равнинных территорий острова к арктической подзоне тундровой зоны.

Б. Н. Городков (1958а,б) на основании исследований в 1938 г. относит о. Врангеля к зоне арктических (полярных) пустынь. В более поздних работах (Петровский, 1967, 1985; Реутт, 1970; Клюкин, 1970) показана целесообразность включения территории острова в состав арктической подзоны тундровой зоны.

---

[1] Учеты и разборка растительной массы выполнены при участии С.-Д. Д. Орловского, Н. Ю. Смородниковой, О. Ширяевой и Ф. А. Давлятчина.

Около 70 % его площади занимают низкогорья. Северная и южная части представлены приморскими низменными равнинами. Климат очень холодный и сухой. Средняя многолетняя температура января равна —24.3°, июля — +2.4 °С; осадков выпадает 209 мм в год; устойчивый снежный покров удерживается с начала октября до конца мая. Многолетняя мерзлота распространена повсеместно. В конце теплого периода суглинисто-глинистые почвы оттаивают на глубину 45—60 см, каменисто-мелкоземистые — до 80 см и более.

Межгорные долины и горные склоны до высоты 250—280 м над ур. м. заняты арктическими тундрами; выше расположены каменистые пустыни.

Описания растительности острова даны несколькими авторами (Городков, 1958а, б; Петровский, 1967, 1985), а сведения о запасах и структуре надземной и подземной растительной массы пока единичны (Оганесян, Смородникова, 1986). Между тем именно эти данные имеют важное теоретическое и практическое значение, поскольку характеризуют производительность почв описываемого района, определяют кормовую базу для многих животных и птиц, обитающих на острове, а также направленность и активность процессов почвообразования. Кроме этого, они существенно дополняют имеющиеся, хотя и малочисленные, сведения о запасах и структуре растительной массы в других провинциях арктической тундры (Александрова, 1958, 1962, 1970; Андреев, 1966).

Характерной чертой ландшафтов о. Врангеля является хорошо развитый криогенный микронанорельеф, представленный заплывшими и свежими морозобойными трещинами, пятнами, лишенными растительности, солифлукционными террасками (на склонах с уклонами >5°) и бугорками пучения. Существенно реже встречается полигонально-валиковый микрорельеф. Развитый нано- и микрорельеф обусловил большую пестроту почвенно-растительного покрова, малые размеры и частую смену в пространстве растительных сообществ (микрогруппировок). В связи с этим учеты растительной массы произведены для доминирующих сообществ того или иного типа тундры раздельно на разных по конфигурации и сравнительно мелких площадках. Надземная масса учитывалась на площадках 200—2500 см^2 в 4—7-кратной повторности, подземная — на 100—625 см^2 $\times$ на мощность генетического горизонта почвы в 2—5-кратной повторности. За границу между надземными и подземными частями растительной массы принята минеральная поверхность почвы.[2] Отмывка подземной растительной массы производилась на ситах с ячеей 0.25 мм. Часть образца каждого горизонта отмывалась дважды через сито с ячеей 0.25 мм. Собранная водная суспензия пропускалась через сито с ячеей 0.10 мм. При этом улавливались сильно измельченные растительные остатки, которые теряются при обычном методе отмывки.

Надземную массу разбирали по видам растений, которые в дальнейшем объединяли в ботанические группы: кустарнички, разнотравье, злаки, осоки, мхи и лишайники. Наряду с живыми органами растений (фитомасса) выделяли отмершие (опад и отпад), а также недифференцируемый остаток, представленный в основном измельченными и частично гумифицированными органическими остатками. Подземную растительную массу разделяли на корни [3] и недифференцируемый остаток двух фракций: 0.25 и 0.25—0.1 мм. Фракции надземной и подземной растительной массы высушивали до абсолютно сухого веса. Поскольку в подземных недифференцируемых растительных остатках невозможно полное удаление минеральных примесей даже при повторной отмывке в лабораторных условиях, их вес определяли по потере при прокаливании (Аринушкина, 1971).

Запасы растительной массы в сообществах даны в г/м^2, в их комплексах — в ц/га с учетом площадного участия в них сообществ, определенного методом траншей и сопутствующих им трансект (Игнатенко, Норин, 1969, 1973).

---

[2] В большинстве публикаций по продуктивности фитоценозов Субарктики (Александрова, 1958, 1962, 1970; Вихирёва-Василькова и др., 1964; Шамурин, 1970; Рахманина, 1971, и др.) за границу между надземной и подземной частями принят переход зеленой (живой) части мхов в побуревшую. На о. Врангеля в ряде фитоценозов мхи имеют явно подчиненное положение в сообществах, иногда отсутствуют, в связи с чем указанную выше границу нельзя признать достаточно корректной.

[3] На живые и мертвые корни не разделяли.

Надземную и подземную растительную массу определяли в центральной части о. Врангеля в бассейне р. Мамонтовая на пятнисто-трещиноватой разнотравно-лишайниково-моховой и трещиновато-пятнистой мохово-осочково-дриадовой тундрах. Оба типа тундры широко распространены не только в центральной, но и в других частях острова.

Пятнисто-трещиноватая разнотравно-лишайниково-моховая тундра. Данный тип тундры приурочен к выположенным частям горных шлейфов, высоким частям речных и морских террас, сложенных суглинисто-глинистыми отложениями. В нем наблюдается частое чередование слабо приподнятых и относительно небольших (40—130 см в диаметре) бугорков с узкими (12—30 см) и неглубокими (7—16 см) понижениями-ложбинками на месте заплывших морозобойных трещин. Центральные части бугорков заняты пятнами с единичными злаками (*Festuca brachyphylla*, *Poa arctica*), разнотравьем (*Eritrichium villosum*, *Saxifraga flagellaris*) и мхами (*Drepanocladus latifolius*, *Schistidium apocarpum*, *Hypnum bambergeri*, *Tomentypnum nitens*, *Ditrichum flexicaule*). На периферийных частях бугорков — разнотравно-лишайниково-моховые сообщества, в которых общее покрытие варьирует от 87 до 100 %. Травяный ярус, изреженный (покрытие 7—11 %) и низкорослый (10—18 см), образован в основном *Artemisia furcata*, *Minuartia rubella*, *Festuca brachyphylla*, *Androsace bungeana*. Лишайниково-моховой покров явно угнетен, что вызвано, очевидно, неблагоприятным ветровым режимом. В нем доминируют *Distichium capillaceum*, *Ditrichum flexicaule*, *Hypnum bambergeri*, *Thamnolia vermicularis*, *Cetraria delisei* и *Pertusaria glomerata*.

В рассматриваемых типах тундры понижения-трещины являются наиболее благоприятными для растений экотопами. Летом их почвы сильнее увлажнены и лучше прогреваются, зимой имеют более мощный снежный покров, вследствие чего растительность меньше, чем на других элементах нанорельефа, подвержена снежной корразии. Очевидно, с этим связано заселение понижений-трещин более влаголюбивыми и продуктивными лишайниково-разнотравно-моховыми сообществами. Их травяный ярус имеет покрытие 12—22 % и высоту 15—27 см, образован в основном *Artemisia furcata*, *Stellaria edwardsii*, *Poa arctica*; существенно меньшее участие имеют *Androsace bungeana*, *Papaver polare*, *Thalictrum alpinum*. Лишайниково-моховой покров здесь более густой и рослый. В нем доминируют *Tomentypnum nitens*, *Ditrichum flexicaule*, *Schistidium apocarpum*, *Thamnolia vermicularis*, *Cetraria cucullata*.

Выделенные сообщества имеют разное площадное участие в комплексе. В данном конкретном случае разнотравно-лишайниково-моховые сообщества, приуроченные к периферийным частям бугорков, занимают 31 % общей площади, лишайниково-разнотравно-моховые понижений-трещин — 15, пятна с единичными растениями — 54. Каждому элементу нанорельефа с соответствующими растительными сообществами свойственны различные подтипы типа криодерновых почв [4]: первому — собственно криодерновые, второму — криоперегнойные, третьему — остаточно-криодерновые.

По запасам общей растительной массы выделенные растительные сообщества рассматриваемого типа тундры резко различаются между собой. Так, в разнотравно-лишайниково-моховом сообществе надземная масса живых растений почти в 8 раз больше, чем на пятне, и в 6.3 раза меньше, чем в сообществе понижения-трещины (табл. 1). Существенно различаются они по структуре фитомассы. Например, в сообществе периферийной части бугорка разнотравье составляет около 23 % надземной фитомассы, злаки — 4.7, лишайники — 26.5, мхи — 45.3.

В понижении-трещине участие разнотравья и злаков в сообществе снижается на 2—3 %, лишайников — в 2 раза, но на 19 % увеличивается доля мхов и в основном за счет *Tomentypnum nitens*, *Ditrichum flexicaule*, *Schistidium apocarpum*, *Polytrichum alpinum* и *Aulacomnium turgidum*, видимо, вследствие их повышенной требовательности к условиям увлажнения.

---

[4] Криодерновые почвы выделены нами (Игнатенко, 1980) в качестве самобытного типа в Субарктике. Они развиваются на основных и ультраосновных породах, характеризуются наличием гумусово-аккумулятивного горизонта, интенсивной криотурбированностью профиля и ярко выраженной нанокомплексностью почвенного покрова.

ТАБЛИЦА 1

Запасы надземной растительной массы в пятнисто-трещиноватой разнотравно-лишайниково-моховой тундре

Растение	Сообщество и площадное участие его в комплексе, %; вид растительной массы и ее запасы, г/м²									Общая надземная растительная масса с учетом площади сообществ, ц/га		
	разнотравно-лишайниково-моховое, 31			лишайниково-разнотравно-моховое, 15			пятно, 54					
	фитомасса	опад	всего	фитомасса	опад	всего	фитомасса	опад	всего	фитомасса	опад	всего
Разнотравье	19.36	2.90	22.26	104.38	27.22	131.60	3.52	—	3.52	2.34	0.50	2.84
Papaver polare	—	—	—	4.16	—	4.16	0.12	—	0.12	0.07	—	0.07
Saxifraga flagellaris	1.36	—	1.36	2.14	4.56	6.70	0.40	—	0.40	0.09	0.07	0.16
S. funstonii	—	—	—	1.52	2.08	3.60	—	—	—	0.02	0.03	0.05
Minuartia rubella	4.80	—	4.80	2.08	3.74	5.82	0.12	—	0.12	0.19	0.06	0.25
Eritrichium villosum	—	—	—	—	—	—	2.88	—	2.88	0.16	—	0.16
Artemisia furcata	11.12	2.56	13.68	66.56	5.20	71.76	—	—	—	1.34	0.16	1.50
Androsace bungeana	2.08	0.34	2.42	6.32	7.43	13.75	—	—	—	0.15	0.12	0.27
Thalictrum alpinum	—	—	—	2.96	4.21	7.17	—	—	—	0.04	0.06	0.10
Stellaria edwardsii	—	—	—	18.64	—	18.64	—	—	—	0.28	—	0.28
Злаки	3.90	2.98	6.88	13.92	26.00	39.92	2.33	6.51	8.84	0.45	0.83	1.28
Festuca brachyphylla	3.52	2.40	5.92	2.08	2.88	4.96	1.20	0.82	2.02	0.20	0.15	0.35
Poa arctica	—	—	—	9.20	17.92	27.12	1.13	1.99	3.12	0.20	0.38	0.58
Luzula sp.	0.38	0.58	1.96	—	—	—	—	—	—	0.01	0.02	0.03
Alopecurus alpinus	—	—	—	2.64	5.20	7.84	—	3.70	3.70	0.04	0.28	0.32
Лишайники	21.91	1.40	23.31	68.90	28.00	96.90	0.06	—	0.06	1.72	0.46	2.18
Thamnolia vermicularis	6.23	—	6.23	32.56	16.78	49.34	0.03	—	0.03	0.68	0.25	0.93
Cetraria cucullata	1.20	—	1.20	15.68	4.02	19.70	0.03	—	0.03	0.28	0.06	0.34
C. hepatizon	0.16	—	0.16	—	—	—	—	—	—	0.01	—	0.01
C. delisei	5.20	1.40	6.60	10.48	5.70	16.18	—	—	—	0.32	0.13	0.45
Alectoria ochroleuca	0.04	—	0.04	0.80	—	0.80	—	—	—	0.01	—	0.01

ТАБЛИЦА 1 (*продолжение*)

Растение	Сообщество и площадное участие его в комплексе, %; вид растительной массы и ее запасы, г/м²									Общая надземная растительная масса с учетом площади сообществ, ц/га		
	разнотравно-лишайниково-моховое, 31			лишайниково разнотравно-моховое, 15			пятно, 54					
	фитомасса	опад	всего	фитомасса	опад	всего	фитомасса	опад	всего	фитомасса	опад	всего
Cornicularia divergens	1.84	—	1.84	2.08	—	2.08	—	—	—	0.09	—	0.09
Cladonia furcata	0.08	—	0.08	4.48	1.50	5.98	—	—	—	0.07	0.02	0.09
Dactylina arctica	0.76	—	0.76	2.72	—	2.72	—	—	—	0.06	—	0.06
Parmelia sp.	2.80	—	2.80	—	—	—	—	—	—	0.09	—	0.09
Pertusaria glomerata	3.60	—	3.60	—	—	—	—	—	—	0.11	—	0.11
Мхи	37.39	7.62	45.01	337.28	117.35	454.63	4.80	—	4.80	6.44	2.01	8.45
Drepanocladus latifolius	—	—	—	—	—	—	1.20	—	1.20	0.06	—	0.06
D. uncinatus	0.48	—	0.48	1.20	—	1.20	—	—	—	0.03	—	0.03
Hypnum bambergeri	7.20	2.26	9.46	—	—	—	0.80	—	0.80	0.24	0.07	0.31
Tomentypnum nitens	—	—	—	173.20	69.56	242.76	0.80	—	0.80	2.64	1.04	3.68
Ditrichum flexicaule	7.28	1.60	8.88	86.88	29.01	115.89	0.80	—	0.80	1.57	0.49	2.06
Schistidium apocarpum	—	—	—	41.36	10.54	51.90	1.20	—	1.20	0.68	0.16	0.84
Polytrichum alpinum	0.56	—	0.56	11.04	2.80	12.84	—	—	—	0.19	0.06	0.25
Aulacomnium turgidum	0.02	—	0.02	11.68	4.02	15.70	—	—	—	0.18	0.06	0.24
Campylium stellatum	0.01	—	0.01	0.56	—	0.56	—	—	—	0.01	—	0.01
Trichostomum sp.	7.20	1.36	8.56	—	—	—	—	—	—	0.22	0.04	0.26
Brachythecium sp.	0.56	—	0.56	—	—	—	—	—	—	0.02	—	0.02
Distichium capillaceum	11.68	2.40	14.08	4.80	0.22	5.02	—	—	—	0.43	0.07	0.50
Rhacomitrium lanuginosum	2.40	—	2.40	—	—	—	—	—	—	0.07	—	0.07
Hylocomium splendens	—	—	—	6.56	1.20	7.76	—	—	—	0.10	0.02	0.12
Всего фитомассы и опада	82.56	14.90	97.46	524.48	198.57	723.05	10.71	6.51	17.22	10.95	3.80	14.75
Недифференцируемый остаток	—	120.80	120.80	—	669.68	669.68	—	2.48	2.48	—	13.92	13.92
Всего растительной массы	82.56	135.70	218.26	524.48	878.25	1402.73	10.71	8.99	19.70	10.95	17.72	28.67

На пятнах, как уже отмечалось, растительный покров сильно изрежен, что определило минимальные запасы фитомассы. В них участие мхов примерно такое же, как в сообществах периферийных частей бугорков (44.8 %). Доля лишайников резко снижается (0.6 %), а разнотравья и злаков — увеличивается (соответственно 32.9 и 21.8 %). Снижение количества лишайников на пятнах, очевидно, вызвано интенсивным развитием процессов снежной корразии выпуклых элементов нанорельефа, отслаиванием их при «морозном кипении» (Александрова, 1962; Игнатенко, Норин, 1969) и ветровым перераспределением, а увеличение доли травянистых растений — преимущественно семенным размножением.

В рассматриваемом типе тундры обращают на себя внимание различные соотношения между массой живых растений в сообществах и их опадом. Так, в разнотравно-лишайниково-моховом сообществе опад составляет 15.3 % от общей надземной массы растений. У травянистых растений масса опада составляет 20.2 %, у лишайников — 6.0, у мхов — 16.9. В лишайниково-разнотравно-моховом сообществе понижений-трещин доля опада составляет 27.5 % надземной массы растений, а у травянистых, лишайников и мхов соответственно 31.0, 28.9 и 25.8. Отмеченное увеличение массы опада в значительной мере определяется перераспределением отмерших частей растений ветрами, на что обращала внимание В. Д. Александрова (1970) в других районах арктической тундры.

Особо надо отметить очень высокое участие в составе надземной растительной массы недифференцируемых остатков, представляющих собой измельченные растительные опады прошлых лет, находящиеся на различных стадиях разложения и гумификации. Накопление их, очевидно, вызвано низкими темпами деструкции из-за малочисленности и низкой активности микроорганизмов в условиях низких температур и короткого теплого периода.

Общая надземная растительная масса рассматриваемого типа тундры составляет 28.67 ц/га, из которых на долю фитомассы приходится 38.2 %, опада — 13.2 и недифференцируемого остатка — 48.6. По запасам подземной растительной массы сообщества рассматриваемого типа тундры также сильно различаются между собой. Максимальные запасы ее свойственны сообществу понижения-трещины, минимальные — пятну (табл. 2). В почвах задерненных участков основная масса корней и измельченного корневого опада (недифференцируемый остаток) сосредоточена в верхних горизонтах, глубже запасы их уменьшаются: резко в разнотравно-лишайниково-моховом сообществе и более постепенно в лишайниково-разнотравно-моховом.

В почвах пятен распределение содержания корней и корневого опада имеет иной характер: максимум приурочен к слою 7—17 см, выше и глубже количество их снижается в 3 раза. Аналогичное явление отмечено в «полигональной тундре» о. Большой Ляховский Александровой (1958, 1962), которая малое количество корней в поверхностном горизонте почвы пятна связывает с «морозным кипением» и растрескиванием, вызывающими разрыв и гибель корней цветковых растений, а образование максимума на небольшой глубине — проникновением корней под пятна с окружающих задерненных участков.

Учеты показали, что в подземной растительной массе очень велико участие измельченного корневого опада, что вообще характерно для тундровой и лесотундровой зон (Александрова, 1958, 1962, 1969; Вихирёва-Василькова и др., 1964; Шамурин, 1970; Игнатенко, 1971; Игнатенко и др., 1973а, б) и обусловлено разрывами и истиранием подземных органов при криогенном массообмене в деятельном слое почв, а также низкими темпами разложения органических остатков в условиях холодного и короткого теплого периодов.

Ранее выполненные исследования (Жукова, 1956; Мишустин, Мирзоева, 1964; Паринкина, 1971, и др.) показали резкое уменьшение количества микроорганизмов в почвах Субарктики при переходе от поверхностных горизонтов вглубь и очень низкую активность распада целлюлозы.

Естественно, что даже в одной и той же почве скорость разложения органических остатков и минерализации гумуса в средней и нижней частях профиля будет намного меньшей, чем в поверхностных горизонтах. За длительный период почвообразования это приводит к обогащению всего деятельного слоя как измельченными органическими остатками, находящимися в разных стадиях

ТАБЛИЦА 2

Запасы подземной растительной массы в трещиновато-пятнистой разнотравно-лишайниково-моховой тундре

Сообщество и занимаемая им площадь в фитоценозе, %	Глубина, см	Фракции подземной растительной массы и их запасы, г/м²							Отношение массы корней к массе недифференцируемого остатка
		корни диаметром, мм			недифференцированный остаток размером, мм			всего растительной массы	
		>1	<1	сумма	>0.25	0.25—0.10	сумма		
Разнотравно-лишайниково-моховое периферийной части бугорка, 31	1—11	23.28	105.04	128.32	342.72	141.32	484.04	612.36	0.27
	11—21	—	14.64	14.64	27.92	49.76	77.68	92.32	0.19
	21—31	—	6.40	6.40	13.04	23.93	36.97	43.37	0.17
	31—41	—	6.96	6.96	16.16	27.96	44.12	51.08	0.16
	Всего	23.28	133.04	156.32	399.84	242.97	642.81	799.13	0.24
Лишайниково-разнотравно-моховое понижения-трещины, 15	3—13	27.28	176.16	203.44	744.88	274.68	1019.56	1223.00	0.20
	13—23	9.86	19.04	28.04	51.52	65.68	117.20	146.10	0.25
	23—33	12.80	29.60	42.40	84.30	73.44	157.74	200.14	0.29
	33—43	—	11.74	11.74	93.18	83.60	176.78	188.52	0.07
	Всего	49.94	236.54	286.48	973.88	497.40	1471.28	1757.76	0.19
Пятно, 54	0—7	1.42	10.96	12.38	25.92	59.71	85.63	98.01	0.14
	7—17	—	32.64	32.64	42.80	132.36	175.16	207.80	0.19
	17—30	—	8.48	8.48	16.40	37.52	53.92	62.40	0.16
	30—40	—	3.92	3.92	4.16	25.88	30.04	33.96	0.13
	Всего	1.42	56.00	57.42	89.28	255.47	344.75	402.17	0.17
Общая подземная растительная масса с учетом площади сообществ, ц/га		1.55	10.69	12.24	31.82	28.79	60.61	72.85	0.20

гумификации, так и гумусом. Этому способствует активное развитие процессов криогенного массообмена.

Трещиновато-пятнистая мохово-осочково-дриадовая тундра. Данный тип тундры распространен на приморских низменных равнинах и выположенных участках речных террас, сложенных суглинисто-глинистыми отложениями. Как и в рассмотренном выше типе тундры, здесь выражен криогенный нанорельеф, представленный небольшими округлыми бугорками и межбугорковыми понижениями, образовавшимися на месте заплывших морозобойных трещин. Центральные части бугорков заняты пятнами округлой формы с поперечником 32—80 см. Их поверхность разбита трещинами усыхания, на ней довольно много вымороженных щебня и гальки песчаника. На этих пятнах селятся отдельные злаки (*Festuca brachyphylla*, *Poa malacantha*), мхи (*Tomentypnum nitens*, *Rhytidium* sp.) и лишайники (*Thamnolia vermicularis*, *Cetraria cucullata*). Периферийные части бугорков, представляющие собой склоны к понижениям-трещинам, заняты мохово-дриадовыми сообществами с изреженным разнотравьем (*Saxifraga funstonii*), злаками (*Poa malacantha*), осоками (*Carex podocarpa*) и лишайниками (*Thamnolia vermicularis*, *Cetraria cucullata*, *Cladonia* sp.). Кустарнички достаточно обильны и представлены *Dryas punctata*, мхи заметно угнетены и разнообразны (*Tomentypnum nitens*, *Campylium* sp., *Hylocomium splendens*, *Brachythecium* sp., *Poliytrichum* sp., *Ditrichum flexicaule*).

Понижения-трещины, как и в рассмотренном выше типе тундры, являются наиболее благоприятными экотопами. В них повышенное увлажнение почв и, видимо, периодический застой поверхностных вод способствовал активному заселению такими гигрофилами, как *Carex podocarpa* и *Aulacomnium turgidum*, резкому сокращению участия *Dryas punctata*, полному исчезновению разнотравья и злаков.

В данном типе тундры периферийные части пятна с мохово-дриадовыми сообществами занимают 58 % общей площади, понижения-трещины с осоково-моховыми сообществами — 30, пятна с редкими растениями — 12. Почвенный покров здесь образует нанокомплекс криотурбоземов[5] поверхностно-глеевых: задернованных, перегнойных и остаточных пятен.

Учеты показали, что в рассматриваемом типе тундры наибольшие запасы фитомассы растений в мохово-дриадовом сообществе (табл. 3); 56 % их составляют листья и стебли *Dryas punctata*. Большая часть отмерших листьев дриад длительно удерживается на стеблях, опад на поверхности почвы незначителен. В сумме это — 38 % массы общего опада.

Зеленые части мхов составляют 34.5, а лишайников — 4.8 % от общей фитомассы. У первых они образованы в основном *Campylium* sp. и *Tomentypnum nitens*, у вторых — *Thamnolia vermicularis*. Побуревшие части мхов составляют всего 13, лишайников — 19 % их массы, что, очевидно, указывает на соизмеримость низких темпов прироста и деструкции опадов споровых растений в условиях арктической тундры о. Врангеля. Следствием этого является ослабление торфонакопления в почвах как автоморфных, так и гидроморфных местоположений.

Фитомасса разнотравья, злаков и осок в данном сообществе невелика (13.5 г/м^2, или 4.7 % от общей ее массы), а соотношение между живыми растениями и их опадом свидетельствует в пользу накопления последнего, что вызвано ежегодным отрастанием и отмиранием надземных органов, а также превышением темпов накопления опадов над темпами их разложения.

В осоково-моховом сообществе понижения-трещины общие запасы растительной массы примерно такие же, как в вышеописанном сообществе. Однако фракционный состав ее принципиально отличен: резко снижена доля *Dryas punctata*, отсутствуют злаки и разнотравье, существенно увеличена масса осок и мхов. В последних группах растений доля опада возрастает соответственно с 9.4 и 13.1 до 83.5 и 42.0 % от общей их массы. По-видимому, это свидетельствует о большем приросте растений в понижениях-трещинах, почвы которых более благоприятны по гидротермическим условиям и более богаты гумусом,

[5] Криотурбоземы — самобытный тип почв, выделенный в субарктической тундре крайнего северо-востока СССР (Игнатенко, Таргульян, 1986).

ТАБЛИЦА 3

Запасы надземной растительной массы в пятнисто-трещиноватой мохово-осочково-дриадовой тундре

Растение	Сообщество и площадное участие его в фитоценозе, %; вид растительной массы и ее запасы, г/м²									Общая надземная растительная масса с учетом площади сообществ, ц/га		
	мохово-дриадовое, 58			осоково-моховое, 30			пятно, 12					
	фитомасса	опад	всего	фитомасса	опад	всего	фитомасса	опад	всего	фитомасса	опад	всего
Кустарнички	159.70	106.33	266.03	3.54	16.80	20.34	—	2.20	2.20	9.36	6.70	16.06
Dryas punctata	159.70	106.33	266.03	3.54	16.80	20.34	—	2.20	2.20	9.36	6.70	16.06
Разнотравье	3.86	23.80	27.66	—	—	—	—	0.10	0.10	0.22	1.38	1.60
Saxifraga funstonii	3.86	23.80	27.66	—	—	—	—	—	—	0.22	1.38	1.60
S. hyperborea	—	—	—	—	—	—	—	0.10	0.10	—	0.001	0.001
Злаки	3.24	31.28	34.52	—	—	—	1.73	6.33	8.06	0.21	1.89	2.10
Festuca brachyphylla	—	—	—	—	—	—	1.60	5.87	7.47	0.02	0.07	0.09
Poa malacantha	3.24	31.28	34.52	—	—	—	0.13	0.46	0.59	0.19	1.82	2.01
Осоки	6.44	97.80	104.24	42.12	213.51	255.63	—	—	—	1.63	12.07	13.70
Carex podocarpa	6.44	97.80	104.24	42.12	213.51	255.63	—	—	—	1.63	12.07	13.70
Мхи	98.40	14.85	113.25	140.89	102.07	242.96	1.40	—	1.40	9.95	4.20	14.15
Rhytidium sp.	—	—	—	—	—	—	0.34	—	0.34	0.003	—	0.003
Drepanocladus uncinatus	—	—	—	8.03	—	8.03	0.05	—	0.05	0.24	—	0.24
Brachythecium sp.	7.44	—	7.44	0.25	—	0.25	0.03	—	0.03	0.44	—	0.44
Tomentypnum nitens	33.10	2.66	35.76	72.05	40.06	112.11	0.80	—	0.80	4.08	1.35	5.43
Pleurozium schreberi	0.76	—	0.76	—	—	—	0.05	—	0.05	0.06	—	0.06
Aulacomnium turgidum	—	—	—	46.93	51.17	98.10	—	—	—	1.41	1.54	2.95
Ditrichum flexicaule	0.50	—	0.50	—	—	—	0.10	—	0.10	0.03	—	0.03
Polytrichum sp.	2.90	1.33	4.23	—	—	—	—	—	—	0.17	0.08	0.25
Dicranum sp.	1.69	0.20	1.89	—	—	—	—	—	—	0.10	0.01	0.11
Hylocomium splendens	7.18	1.30	8.48	12.80	8.44	21.24	—	—	—	0.80	0.61	1.41
Campylium sp.	44.83	9.36	54.19	0.83	2.40	3.23	—	—	—	2.62	0.61	3.23
Лишайники	13.67	3.23	16.90	16.22	10.72	26.94	3.98	—	3.98	1.34	0.51	1.85
Alectoria ochroleuca	—	—	—	—	—	—	0.05	—	0.05	—	—	—
Thamnolia vermicularis	8.80	2.44	11.24	7.22	4.02	11.24	3.60	—	3.60	0.78	0.26	1.04
Cetraria cucullata	3.46	0.70	4.16	1.60	2.13	3.73	0.33	—	0.33	0.254	0.10	0.35
Cladonia sp.	1.41	0.09	1.50	6.44	4.57	11.01	—	—	—	0.27	0.15	0.42
Stereocaulon paschale	—	—	—	0.86	—	0.86	—	—	—	0.03	—	0.03
Nephroma arcticum	—	—	—	0.10	—	0.10	—	—	—	0.003	—	0.003
Всего фитомассы и опада растений	285.31	277.29	562.60	202.77	364.90	567.67	7.11	8.63	15.78	22.71	26.75	49.46
Недифференцируемый остаток	—	208.04	208.04	—	358.46	358.46	—	8.80	8.80	—	22.93	22.93
Всего растительной массы	285.31	485.33	770.64	202.77	723.36	926.13	7.11	17.43	24.54	22.71	49.68	72.39

азотом и другими элементами питания растений. Частично увеличение доли опада осок в понижениях вызвано ветровым перераспределением.

Как и в рассмотренном выше типе тундры, минимальные запасы надземной растительной массы свойственны пятнам. Наличие на их поверхности опада *Dryas punctata* и *Saxifraga hyperborea* при отсутствии живых растений свидетельствует о поступлении с окружающих задерненных участков.

Сравнение вышеприведенных результатов учета подземной растительной массы с данными подобных учетов в пятнисто-трещиноватой мохово-осочково-дриадовой тундре выявило закономерности, присущие обоим типам тундр, а именно: максимальные запасы корней и недифференцируемых органических остатков свойственны почве понижения-трещины, минимальные — почве пятна (табл. 4). В задерненных почвах наиболее насыщены корнями верхние 5-сантиметровые горизонты; в почвах пятен максимум смещен на глубину 5—15 см. Как и в рассмотренном выше типе тундры, здесь масса измельченного корневого опада прошлых лет (недифференцируемый остаток) существенно преобладает над массой корней. Наиболее узкие отношения между этими показателями свойственны осочково-моховым сообществам понижений-трещин; в мохово-дриадовом сообществе и особенно в почвах пятен они заметно расширяются. Аналогичное явление отмечено при переходе от верхних почвенных горизонтов к нижним.

Таким образом, исследованные типы тундр существенно различаются между собой по запасам и структуре общей растительной массы: в пятнисто-трещиноватой мохово-осочково-дриадовой тундре они в 4.3 раза больше, чем в трещиновато-пятнистой разнотравно-лишайниково-моховой (табл. 5). Эти различия обусловлены в основном неодинаковым участием в данных комплексах пятен с единичными растениями. При большой суммарной площади пятен формируется сравнительно небольшая растительная масса, а при малой — запасы пропорционально увеличиваются (см. табл. 1—4).

Подчиненную роль в формировании отмеченных различий в запасах растительной массы, очевидно, имеет неодинаковая продуктивность доминирующих сообществ в сравниваемых типах тундры: в случае значительного участия в них кустарничков формируются и значительные запасы, а при преобладании мхов и особенно лишайников — существенно меньшие.

В обоих типах тундры запасы подземной растительной массы определяются как площадным участием доминирующих сообществ, так и видовым их составом: если преобладают кустарнички и травянистые растения, то формируется большая масса корней и корневого опада; при преобладании же мхов и лишайников — незначительная.

Анализ структуры растительной массы в рассматриваемых типах тундры обнаружил значительные различия в соотношении масс надземных и подземных органов.[6] Так, в трещиновато-пятнистой разнотравно-лишайниково-моховой тундре это соотношение равно 1 : 2.9, а в пятнисто-трещиноватой мохово-осочково-дриадовой — 1 : 9.9.

Отмеченное расширение отношений согласуется с представлениями исследователей (Волобуев, 1963; Лопатин, Зайкова, 1966; Игнатенко, Кириллова, 1970), считающих, что с ухудшением экологических условий произрастания фитоценозы интенсивней развивают подземные органы, чем надземные. Очевидно, комфортность существования растений во втором типе тундры в отличие от первого ухудшается вследствие периодического переувлажнения и даже затопления сообществ понижений-трещин, а также интенсивного оглеения верхних горизонтов почвы и, следовательно, слитного их сложения, господства в них анаэробных условий, высокого содержания токсичных для растений недоокисленных соединений.

Сравнение запасов и структуры растительной массы в изученных типах арктической тундры о. Врангеля с двумя типами тундры на о. Большой Ляхов-

[6] В Субарктике, где значительная часть растений в фитоценозах не имеет корней (мхи и лишайники), а большая часть подземной растительной массы представлена измельченными органическими остатками, вычисление отношений между массами надземных и подземных органов должно, очевидно, производиться путем деления надземной массы живых и мертвых цветковых растений на массу живых и мертвых (сохранивших анатомическое строение) корней.

ТАБЛИЦА 4

Запасы подземной растительной массы в пятнисто-трещиноватой мохово-осочково-дриадовой тундре

Сообщество и занимаемая им площадь в фитоценозе, %	Глубина, см	Фракции подземной растительной массы; их запасы, г/м²: корни диаметром, мм			недифференцируемый остаток размером, мм			всего растительной массы	Отношение массы корней к массе недифференцируемого остатка
		> 1	< 1	сумма	> 0.25	0.25—0.10	сумма		
Мохово-дриадовое, 58	2—7	196.54	296.50	493.04	639.16	324.40	963.56	1456.60	0.51
	7—17	36.66	122.54	159.20	205.72	106.10	311.82	471.02	0.51
	17—27	18.32	98.88	117.20	137.92	198.03	335.95	453.15	0.35
	27—37	1.36	28.48	29.84	116.48	232.85	349.33	379.17	0.09
	37—50	0.96	5.76	6.72	128.32	202.80	331.12	337.84	0.02
	Всего	253.84	552.16	806.00	1227.60	1064.18	2291.78	3097.78	0.35
Осоково-моховое, 30	3—8	296.08	884.15	1180.23	840.64	620.50	1461.14	2641.37	0.81
	8—18	26.48	401.77	428.25	343.92	211.34	555.26	983.51	0.77
	18—28	15.92	269.60	285.52	307.68	245.03	552.71	838.23	0.52
	28—38	19.92	225.92	245.84	247.92	208.16	456.08	701.92	0.54
	38—50	5.60	10.35	15.95	147.52	259.76	407.28	423.23	0.04
	Всего	364.00	1791.79	2155.79	1887.68	1544.79	3432.47	5588.26	0.63
Пятно, 12	0—5	1.28	31.17	32.45	48.90	29.86	78.76	111.21	0.41
	5—15	2.80	88.67	91.47	133.18	105.14	238.32	329.79	0.38
	15—25	0.80	52.56	53.36	160.72	95.07	255.79	309.15	0.21
	25—35	0.26	23.12	23.38	145.04	275.10	309.15	332.53	0.08
	35—50	—	8.48	8.48	107.44	312.53	419.97	428.45	0.02
	Всего	5.14	204.00	209.19	295.28	817.70	1112.98	1322.17	0.19
Общая подземная растительная масса с учетом площади сообществ, ц/га		25.70	88.23	113.93	131.47	117.87	249.24	363.17	0.46

ТАБЛИЦА 5

Растительная масса различных типов арктической тундры

Растительная масса	Район. Тип тундры									
	о. Врангеля				о. Большой Ляховский (Александрова, 1958, 1970)				восточно-европейский Север (Андреев, 1970)	
	трещиновато-пятнистая разнотравно-лишайниково-моховая		пятнисто-трещиноватая мохово-осочково-дриадовая		кочковато-пятнистая ожиково-злаково-кустарничково-моховая		полигональная[1] мохово-разнотравная		пятнисто-трещиноватая разнотравно-осоково-моховая	
	ц/га	%	ц/га	%	ц/га	%	ц/га	%	ц/га	%
Надземная:	28.67	28.2	73.10	16.8	25.44	23.7	21.02	37.5	12.4[3]	100.0
фитомасса	10.95	10.7	22.71	5.2	18.54	17.2	14.92	26.6	12.4	100.0
кустарнички	—	—	9.36	2.1	2.90	2.7	0.45	0.8	1.0	8.1
травы	2.79	2.7	2.06	0.5	4.23	3.9	5.10	9.1	6.4	51.5
мхи	6.44	6.3	9.95	2.3	8.19	7.6	5.33	9.5	4.9	39.6
лишайники	1.72	1.7	1.34	0.3	3.22	3.0	4.04	7.2	0.1	0.8
отмершие части:	17.72	17.5	50.39	11.6	6.90	6.4	6.10	10.9	—	—
кустарнички	—	—	6.70	1.5	—	—	—	—	—	—
травы	1.33	1.3	16.05	3.7	6.90	6.4	6.10	10.9	—	—
мхи	2.01	2.0	4.20	1.0	—	—	—	—	—	—
лишайники	0.46	0.5	0.51	0.1	—	—	—	—	—	—
недифференцируемый остаток	13.92	13.7	22.93	5.3	—	—	—	—	—	—
Подземная:	72.85	71.8	363.17	83.2	82.10	76.3	35.02	62.5	—	—
корни	12.24	12.1	113.93	26.1	51.10	47.5	26.00	46.4	—	—
недифференцируемый остаток, мм:	60.61	59.7	249.24	57.1	31.00[2]	28.8	9.2	16.4	—	—
>0.25	31.82	31.3	131.47	30.1	—	—	—	—	—	—
>0.25—0.10	28.79	28.4	117.87	27.0	—	—	—	—	—	—
Общая растительная масса	101.52	100.0	436.27	100.0	107.54	100.0	56.04	100.0	—	—

[1] Соответствует пятнисто-трещиноватым тундрам в понимании И. В. Игнатенко и Б. Н. Норина (1969).
[2] Соответствует отмершим подземным частям растений (Александрова, 1970).
[3] В работе В. Н. Андреева (1970) имеются сведения только по запасам надземной фитомассы.

ский и усредненными данными для восточно-европейской провинции той же подзоны выявило как их сходство, так и значительные различия (см. табл. 5). В частности, по запасам надземной фитомассы они близки. Во всяком случае, различия не выходят за пределы, отмеченные на о. Врангеля.

Более существенны различия по массе надземных и подземных недифференцируемых растительных остатков. Однако и они выявлены некоторым изменением методики исследований: отнесение к надземной части измельченной растительной массы, находящейся выше минеральной поверхности почв, и учеты сильно измельченных (0.25—0.10 мм) корневых опадов, которые раньше никем не выделялись.

В заключение отметим следующее.

1. Суровые климатические условия о. Врангеля вызвали повсеместное распространение многолетней мерзлоты, малую глубину оттаивания почв летом, формирование криогенного нанорельефа, обусловившего ярко выраженную микрокомплексность почвенно-растительного покрова.

2. Компоненты почвенных комплексов различаются между собой на подтиповом и родовом уровнях, растительных — по видовому составу, степени покрытия, высоте растений, их внешнему облику и по запасам растительной массы.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. Некоторые закономерности размещения растительного покрова в арктической тундре. — Пробл. Севера, 1958, вып. 1, с. 173—187. — *Александрова В. Д.* О подземной структуре некоторых растительных сообществ арктической тундры на о. Б. Ляховском. — В кн.: Проблемы ботаники. Т. 6. Вопросы ботанической географии, геоботаники и лесной биогеоценологии. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1962, с. 148—160. — *Александрова В. Д.* Надземная и подземная масса растений полярной пустыни острова Земля Александры (Земля Франца-Иосифа). — В кн.: Проблемы ботаники. Т. 11. Вопросы ценологии, географии, экологии и использования растит. покрова СССР. Л.: Наука, 1969, с. 47—50. — *Александрова В. Д.* Надземная и подземная масса растений в сообществах разных подзон Арктики. — В кн.: Биологические основы использования природы Севера. Сыктывкар: Коми кн. изд-во, 1970, с. 13—19. — *Александрова В. Д.* Опыт определения надземной и подземной фитомассы полярной пустыни на Земле Франца-Иосифа. — В кн.: Биологическая продуктивность и круговорот химических элементов в растительных сообществах. Л.: Наука, 1971, с. 33—37. — *Андреев В. Н.* Особенности зонального распределения надземной фитомассы на восточно-европейском Севере. — Бот. журн., 1966, т. 51, № 10, с. 1401—1411. — *Андреев В. Н.* Некоторые географические закономерности в распределении надземной фитомассы в тундровой зоне в связи с продвижением на север древесно-кустарниковой растительности. — В кн.: Биологические основы использования природы Севера. Сыктывкар: Коми кн. изд-во, 1970, с. 6—13. — *Аринушкина Е. Н.* Руководство по химическому анализу почв. М.: Изд-во МГУ, 1971. 487 с. — *Вихирёва-Василькова В. В., Гаврилюк В. А., Шамурин В. Ф.* Надземная и подземная растительная масса некоторых кустарничковых сообществ Корякской Земли. — Пробл. Севера, 1964, вып. 8, с. 130—147. — *Волобуев В. Р.* Экология почв. Баку: Элм, 1963. 260 с. — *Городков Б. Н.* Почвенно-растительный покров острова Врангеля. — В кн.: Растительность Крайнего Севера и ее освоение. Вып. 3. Л.: Наука, 1958а, с. 5—58. — *Городков Б. Н.* Анализ растительности зоны арктических пустынь на примере острова Врангеля. — Там же, 1958б, с. 59—94. — *Жукова Р. А.* Микробиологические исследования целинных почв Кольского полуострова. — Микробиология, 1956, т. 25, вып. 5, с. 569—576. — *Игнатенко И. В.* Почвы бассейна р. Кары и их зональное положение. — Почвоведение. 1971, № 2, с. 3—16. — *Игнатенко И. В.* Классификация, систематика и номенклатура почв Крайнего Северо-Востока СССР. — В кн.: География и генезис почв Магаданской области. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, 1980, с. 55—92. — *Игнатенко И. В., Кириллова В. П.* Запасы фитомассы в луговых сообществах на разных почвах. — В кн.: Геоботаника. Л.: Наука, 1970, т. 13, с. 200—206. — *Игнатенко И. В., Кнорре А. В., Ловелиус Н. В., Норин Б. Н.* Запасы фитомассы в типичных растительных сообществах лесного массива «Ары-Мас». — Экология, 1973б, № 3, с. 36—43. — *Игнатенко И. В., Норин Б. Н.* Динамика пятнистых тундр восточно-европейского Севера. — В кн.: Проблемы ботаники. Т. 11. Л.: Наука, 1969, с. 72—90. — *Игнатенко И. В., Норин Б. Н.* Микрокомплексность почвенно-растительного покрова восточноевропейской лесотундры. — В кн.: Почвы и растительность мерзлотных районов СССР. Магадан, 1973, с. 29—41. — *Игнатенко И. В., Норин Б. Н., Рахманина А. Т.* Круговорот зольных элементов и азота в некоторых биогеоценозах восточноевропейской лесотундры. — В кн.: Почвы и растительность мерзлотных районов СССР. Магадан, 1973а, с. 335—350. — *Игнатенко И. В., Таргульян В. О.* К вопросу о генезисе, географии и классификации субарктических почв с недифференцированным минеральным профилем (ПНМП). — В кн.: Почвы и лес: Тез. докл. XI Всесоюз. симпоз. «Биологические проблемы Севера». Вып. 1. Якутск, 1986, с. 14—15. — *Клюкин Н. К.* Климат. — В кн.: Север Дальнего Востока. М.: Наука, 1970, с. 101—132. — *Лопатин В. Д., Зайкова В. А.* Анализ изменчивости лугов и прогноз эффективности удобрений на основе принципа эколого-фитоценотических рядов В. Н. Сукачева. — Бот. журн., 1966, т. 51, № 3, с. 309—321. — *Мишустин Е. Н., Мирзоева В. А.* Микрофлора северных

почв (литературный обзор). — Пробл. Севера, 1964, вып. 8, с. 170—199. — *Оганесян А. Ш.*, *Смородникова Н. Ю.* Запасы органического вещества в основных биогеоценозах острова Врангеля. — В кн.: Почвы и лес: Тез. докл. XI Всесоюз. симпоз. «Биологические проблемы Севера». Вып. 1. Якутск, 1986, с. 76—77. — *Паринкина О. М.* К микробиологической характеристике некоторых почв Западного Таймыра. — В кн.: Биогеоценозы Таймырской тундры и их продуктивность. Л.: Наука, 1971, с. 108—115. — *Петровский В. В.* Очерк растительных сообществ центральной части острова Врангеля. — Бот. журн., 1967, т. 52, № 3, с. 332—343. — *Петровский В. В.* Очерк растительности острова Врангеля. — Бот. журн., 1985, т. 70, № 6, с. 742—751. — *Рахманина А. Т.* Надземная и подземная фитомасса некоторых сообществ восточноевропейской лесотундры. — В кн.: Биологическая продуктивность и круговорот химических элементов в растительных сообществах. Л.: Наука, 1971, с. 37—42. — *Реутт А. Т.* Растительность. — В кн.: Север Дальнего Востока. М.: Наука, 1970, с. 257—299. — *Шамурин В. Ф.* Запасы фитомассы в некоторых тундровых сообществах района Воркуты. — В кн.: Биологические основы использования природы Севера. Сыктывкар: Коми кн. изд-во, 1970, с. 25—29.

Институт биологических проблем Севера,
Магадан.

Получено 9 VII 1987.

УДК 58 : 001.4

Бот. журн., т. 72, № 12

Л. П. Мыцык

О ТЕРМИНЕ И ПОНЯТИИ «ДЁРН»

L. P. MITSIK. ON THE TERM AND CONCEPTION «DYORN»

Анализируются разнообразные определения понятия «дёрн». Показаны историко-этимологические особенности обсуждаемого термина, начиная от праславянских форм. Изучено становление данного понятия и составлено представление об объекте как о совокупности 2 фитоценотических горизонтов: верхнего слоя почвы, наиболее плотно скрепленного корнями, и приземной части травостоя. Критерием возможности называть это образование дёрном является свойство вырезанного пласта сохранять целостность. Показана связь понятий «дернина», «дерновый покров» и «дёрн». Сформулировано определение последнего.

Слово «дёрн» в русских литературных источниках появилось едва ли не с самого зарождения письменности. В роли научного термина впервые оно фиксируется в 1704 г. (Щербакова, 1979 : 311). Однако до настоящего времени единого мнения о том, что под ним понимается, нет. Большинство ботаников подразумевают под дёрном как подземную часть — самый верхний слой почвы, наиболее густо пронизанный корнями, так и приземный слой травостоя. В упомянутой выше книге указано: «Дёрн (Caespes) — верхний слой почвы, густо заросший травой» (с. 311). Конкретнее говорилось в «Полной энциклопедии. . .» (1900 : 1065): «Дернина (дерн, дерно) — совокупность травянистых растений, большею частью многолетних, покрывающих поверхность луга или выгона. Подземная часть этих растений (корни и корневища), переплетаясь взаимно, образуют как бы войлок, более или менее скрепляющий почвенные частицы, так что густая дернина, будучи срезана с задернелой почвы, не распадается на куски и не рассыпается». При описании декоративных газонов такого же понимания придерживались Р. Шредер (1883), Л. Т. Лучинский (1891), Н. И. Кичунов (1935) и др. По А. А. Лаптеву (1983 : 11), «газонные травостои в надземной и подземной части развивают единый феномен — дернину».

Такое же представление имелось о дёрне естественной растительности. Например, А. А. Гроссгейм (1929 : 62) указывал: «Дёрн из собачьего зуба — *Cynodon dactylon* Pers. — . . . обладает прекрасными кормовыми качествами». У В. Р. Вильямса (1950 : 552) читаем: «Поверхность целинной черноземной почвы покрыта густым дёрном». Подобные высказывания содержатся в трудах Б. А. Келлера (1923 : 137, 153), А. В. Прозоровского (1940 : 361), В. В. Алехина (1950 : 314) и др. Отметим также, что «дерниной» именуется и мохово-лишайниковый покров (Алехин, 1950: 297; Александрова, 1977 : 27; Норин, Китсинг,

1982 : 23, и др.). Н. О. Мошкова (1972 : 459) «дернинками» называет даже скопления водорослей, стелющихся по стволу дерева. Кроме этих прямых свидетельств, имеются и косвенные. Например, известно, что многие ученые при определении степени задерненности почвы учитывают показатели, относящиеся к надземной части — основаниям дерновин, побегов и даже проективному покрытию всего травостоя.

Однако начиная с 40-х годов некоторые авторы стали отходить от такого понимания. А. Г. Головач (1949 : 64), применяя слово «газон», уточнял, что это «травостой и дернина», не распространяя, таким образом, последнее понятие на надземную часть. В эти же годы Т. А. Работнов (1950 : 414) отмечал, что «нельзя признать удачным» применение термина «дернина» по отношению к мохово-лишайниковому покрову. Отрицая возможность формирования дернины растениями, не имеющими корней, автор, следовательно, полагал, что надземная часть дёрном не является. Позже он, подтвердив это предположение, указал, что понятие «дернина» должно относиться только к подземной сфере (Работнов, 1978). Такое же толкование дано в «Словаре ботанических терминов» (1984 : 72).

Компромиссное решение принял Б. Я. Сигалов (1971 : 6). «Дёрн» или «дернину» он понимал по Работнову, в то же время совокупность подземной части и приземного слоя травостоя называл «дерновым покровом». Ранее он использовал такое обозначение при переводе книги Р. Б. Доусона (1957), что было поддержано С. С. Шайном (1957 : 8).

Упомянутые противоречия нашли отражение в словаре Б. А. Быкова (1973 : 66, 73), который к двум первым из перечисленных представлений добавил, что «дернина» — это генетический горизонт, «A_0 — растительные остатки и подстилка» (с. 142). Последнее понимание зародилось в почвоведении. Однако и здесь единого мнения нет. Понятия «дёрн» или «дернина» относят, по меньшей мере, к трем образованиям: 1) к горизонту A_0 (обозначают также $A_д$, $A_{дерн}$), 2) к A_1, 3) к совокупности A_0A_1 (Классификация и диагностика. . ., 1977 : 73, 83, 126, 190; Почвоведение, 1982 : 236). Вместе с тем в последнее время Межведомственная комиссия по классификации и диагностике почв выступала с предложением, исключающим слово «дёрн» или его производные из номенклатурных обозначений. Предлагается горизонту, примерно соответствующему A_0, кроме прочего, давать название «травянистые войлоки», в том числе и «степной войлок» (Фридланд, 1982 : 123).

Лаптев (1983 : 11), кроме уже упомянутого его высказывания, изложил следующее соображение: «Дернина подразделяется на три горизонта: травостой, собственно дернина (дерновый войлок+дерновый пласт) и основание дернины». Если учесть его замечание о том, что мощность дернового пласта может быть до 30 см и что это «часть, иногда значительная, гумусового (перегнойного) слоя», то станет ясно, что в понимании данного автора дернина — наиболее обширное образование по сравнению со всеми перечисленными выше толкованиями. По его мнению, это — травостой, а также слой, охватывающий горизонты A_0 и почти весь A_1.

Изложенные расхождения указанными примерами не ограничиваются. Однако и приведенных данных достаточно для того, чтобы оценить степень несогласованности. Представляется, что удовлетворительное решение данного вопроса возможно лишь с учетом истории обсуждаемых термина и понятия. Известно, что первоначальный смысл слов далеко не обязательно является критерием целесообразности их использования для обозначения нынешних понятий. Однако история некоторых из них может быть надежным ориентиром для современного толкования терминов, особенно в тех случаях, когда единого понимания не выработано. Не случайно получает высокую оценку (Прокудін, 1985) стремление дать хотя бы самые краткие этимологические данные, помещенные, например, в «Словаре ботанических терминов» (1984), тем более что такие сведения о ботанической терминологии весьма ограничены (Каден, Терентьева, 1979 : 3, 4). Вообще «история русского ботанического языка у нас еще не изучена» (Щербакова, 1979 : 307). Значительная часть настоящего исследования посвящена именно этим аспектам слова «дёрн». Специфика затрагиваемой про-

блематики потребовала и соответствующей методической базы, которую ниже приводим для ясности последующего изложения. Без этого трудно понять процессы развития исследуемых термина и понятия.

В основу историко-этимологической части работы мы положили представления об эволюции русского языка, придерживаясь следующей очень краткой схемы, основанной на материалах В. В. Седова (1979), О. Н. Трубачева (1982, 1984а, б), Ф. П. Филина (1982) и др.

Славянские языки восходят к праиндоевропейскому, которым пользовались люди, жившие ранее 6-го тысячелетия до новой эры (н. э.) в Малой Азии и Юго-Восточной Европе. Постепенно в процессе расселения и ослабления связей между племенами этот язык распался на несколько групп: германскую, индийскую, романскую, славянскую и др. Праславянская языковая группа в самостоятельную ветвь выделялась примерно 1—2 тысячи лет до н. э. и была единой для всех древних славян. В 6—9 столетиях н. э. на базе ее диалектов формировались языки западных, южных и восточных славян. Язык последних (он же — древнерусский) явился основой для самостоятельного развития с 14 столетия н. э. русского, украинского и белорусского.

При определении родства слов мы учитывали сравнительно-исторический метод, изложенный, например, В. Пизани (1956), О. Семереньи (1980) и др. В конкретных поисках ориентировались на известные процессы выпадения, появления и преобразования (чередования) звуков в эволюции языка, а также на исследованное А. С. Мельничуком (1979 : 15) явление «параллелизма звуковых вариантов».

Анализ показал, что в отечественных этимологических руководствах обсуждаемое слово или не упоминается (Цыганенко, 1970), или даются только соответствия в различных языках (см. таблицу). Лишь в «Этимологическом словаре. . .» (1973 : 82) указано, что «дёрн» — слово «и. е. [индоевропейского] характера», приводится его праславянская форма «*[1]dŕ̥-nъ», отмечается, что образовано оно с помощью суффикса «nъ» от «*dunǫ» (деру). Такое же утверждение имеется и в новейшем труде (Етимологічний словник. . ., 1985 : 37), однако праславянская форма приводится здесь как *dьr̥nъ от dor̥g, dьrati. Указания на родственность «дёрн» и «драть» имеются и в других словарях (Преображенский, 1959 : 181, 182; Фасмер, 1964 : 503, 504). По Н. М. Шанскому и др. (1975 : 124), объединяет эти два слова «дьр». Следовательно, можно заключить, что древнейшей основой их является праславянский корень *dьr (*dr).

Мы обратили внимание также на то обстоятельство, что данный корень используется для обозначения объектов с разным ботаническим содержанием (см. таблицу) — травянистых («дёрн», «дерновина» и т. п.), кустарниковых («дереза», «дрок», «дёрен») и древесных (слово «дерево», отдельные особи дёрена и др.). Это, во-первых, подтверждает древность обсуждаемого слова, а во-вторых, дополняет картину его развития, в которой корень, по терминологии Пизани (1956 : 103), «обрастая различными звуками», приобретал все новые значения.

Наибольший интерес для настоящей темы представляет звук «н», образовавший вместе с основой слово «дёрн». Здесь он по своей роли аналогичен «нь» и «но», что подтверждают диалектные «дернь» и «дерно», обозначающие одно и то же (Словарь. . ., 1972 : 25, 26). Последнее использовалось и в научной литературе (Голубев, 1962 : 405). По Г. П. Цыганенко (1970), это «предметные суффиксы» (с. 131, 473), обозначающие в подобных случаях «конкретный результат действия» (с. 119). Указанное их свойство позволило составить совместно с «дер» слово, которое подразумевало по меньшей мере следующее: 1) оно обозначало предмет; 2) этот предмет — результат законченного действия; 3) это действие характеризуется глаголом «драть»; 4) данный предмет физически целый, в пределах обозначения упомянутым термином далее неделимый. Такое содержание было исконным в слове «дёрн», а вернее, в каких-то его предковых формах. Следовательно, первичным пониманием «дёрн» было «отодранное», «содранное» и могло относиться только к уже снятым его пластам.

---

[1] В этимологии этот знак, стоящий впереди буквы, обозначает восстановленную, документально не подтвержденную согласную. В данном случае, например, она может иметь оттенок звука «т».

Слова «дёрн», «дёрен» (кизил) и «дереза» на славянских языках

Язык	Объект		
	травянистый	древесный (преимущественно кустарниковой жизненной формы)	
Праславянский	*dŕ̥-nъ,[3] *d^{ь}r̥nъ[4]	*dernъ[4]	
Старославянский	дьрнъ,[2,3] дернъ[3] дрънъ,[1] дьрънъ[3]		
Древнерусский	дрьнъ,[1] дьрънъ,[1] дернъ,[1] дьрнъ[4]		
Русский	дёрн	дёренъ,[1] дёрен	дереза
Украинский	дерне,[1] дерен	дерен, деренъ[1]	дереза
Белорусский	дзёран, дзірван, дзярно[4]		дзераза
Болгарский	дрън,[2] дрънъ[3]	дренъ,[1] дрян	дрян
Словацкий	drn[3]	drieň[4]	dren
Словенский	dȑn[1,2,3]	drěn[1]	drén
Польский	darn,[1,2,3] darnina	dereń[1]	deren
Чешский	drn[2]	dřin[1]	
Верхнелужицкий	dorn[1,2,3]	drěn[4]	
Нижнелужицкий	dern,[1,2,3] derno[1]	dŕon[4]	
Кашубский	darna,[1] dzarna[1]		

Примечание. [1] — по А. Г. Преображенскому (1959), [2] — по М. Фасмеру (1964), [3] — по «Этимологическому словарю. . .» (1973), [4] — по «Етимологічному словнику. . .» (1985). Прочие — по двуязычным словарям и «Восьмиязычному сельскохозяйственному словарю» (1970).

В связи с этим интересно мнение Преображенского (1959 : 181). Исследование данного слова в этимологическом плане привело его к следующему заключению: «Дёрн» — «пласт земли, снятый с растущей на нем травой». Подтверждением этого являются приведенные им соответствия, например кимрское darn (кусок, часть). Такая же взаимообусловленность морфем видится нам в русском и украинском диалектном «дрын» (укр. «дрин») — палка, дрючок (Етимологічний словник. . ., 1985: 128). По-видимому, изначальное его содержание — «жердь, выдранная из заросли». В обоих примерах понимается один предмет, уже отделенный от множества или от основной части. Сравним эти слова соответственно с польским «darn» и древнерусским «дрьнъ». То и другое — «дёрн». Его образование в смысле роли суффикса и взаимодействия последнего с корнем, видимо, аналогично «дань», «тень», а также «зерно», «полено» и т. п. «Дёрн» возникло, возможно, и не без какого-то влияния тех же законов (относительно роли «н»), что в словах «рублен», «жжён», «резан» и т. п. Однако по устройству наиболее близкими к нему являются «дёрен» (кизил), «дрань» (доски для кровельных работ) и «дрын».

Восстановленная форма (см. таблицу) *dŕ̥-nъ (*d^{ь}r̥nъ) не только приблизительная, но лишь одна из нескольких, существовавших в ту эпоху. Это утверждение мы основываем на указаниях о том, что праславянский язык, как и индоевропейский, «с самого начала был группой диалектов» (Трубачев, 1984б : 28). О возможном многообразии произношения слова «дёрн» в праславянском языке можно судить, экстраполируя имеющие место его обозначения в славянских языках (см. таблицу) и в различных говорах России. В последних, кроме упоминавшихся «дерно́», «дернь» и «дёрн», называли и называют его «де́рно», «де́рень», «дере́нь», «дёр», «дёрен», «дерён», «терно» (Словарь. . ., 1972, с. 18, 25, 26), «дёрно» (Словарь. . ., 1979 : 123), «дерен» (Мурзаев, 1984 : 177). Последнее применялось и в научной литературе — в книге, датированной 1951 г. (Головач, 1955 : 97).

Для времен древней Руси обсуждаемое слово указывается как «дернъ» и другие, приведенные в таблице. В современный нормативный русский язык вошло только «дёрн» (Словарь. . ., 1981 : 391). Путь его развития обусловлен определенными смысловыми сдвигами. При этом оно сначала использовалось в переносном смысле, затем постепенно закреплялось в новом значении, в одних случаях теряя первоначальное, в других — сохраняя. Пройдя такие этапы, «дёрн» стало включать как минимум три понятия: 1) куски дёрна, уже вырезанные; 2) дёрн, подлежащий извлечению с первичного местонахождения, но

еще не тронутый; 3) дёрн, вообще не предназначенный для съема. В двух последних пониманиях, казалось бы, имеются противоречия: термин, основанный на глаголе «драть», причем обозначающий законченное действие, относится к объекту, который еще не «драли» (пункт 2) и «сдиранию» не подлежит совсем (пункт 3). Это содержание слова «дёрн» удобнее воспринимать при его сопоставлении с «драть». Последним не называют дерево, еще произрастающее в лесу, но подлежащее расщеплению на дранки. Оно не относится и к бревну, которое будет обязательно превращено в кровельные доски. Это название тем более бессмысленно по отношению к живому дереву, вообще не предназначенному для указанной цели. Тем не менее описанный сдвиг вполне закономерен и довольно распространен в истории языка.

Теперь, зная особенности развития, исторически сложившееся представление и лингвистическую основу исследуемого слова, более легко разрешить противоречия, упомянутые в начале статьи. Например, становится очевидным, что появилось оно не для обозначения горизонта A_0, так как его не снимают и снимать не могли с целью переноса на новое место, тем более часто он или отсутствует совсем, или целостности не имеет. Вместе с тем совершенно ясно, что дёрном с самого зарождения этого слова называли совокупное образование в подземной и надземной сферах. Мысль о его использовании для переноса вообще не могла бы родиться при изучении человеком поверхности почвы, лишенной растительности. Поскольку «дёрном» называли предмет, который уже «выдран», то несомненно при этом имелось в виду все извлеченное и представляющее единое целое. Обоснованных причин отходить от такого понятия нет.

Термин «дернина» своеобразием и значением обязан суффиксу «ин». По Цыганенко (1982 : 78, 79), «ин-а» указывает на единичные предметы, обозначаемые корнем слова и выделенные из множества, в то же время подразумевая результат или предмет действия. Такова его роль в современных словах «дубина», «лозина», «соломина» и т. п. В староукраинском языке было «липина» (от «липа»), «березина» (от «берёза») и др. (Історія. . ., 1983 : 338). Однако в праславянском он имел значение и собирательности, например, *berzina — берёзовый лес, березовые ветки (Slownik. . ., 1974 : 121), *dǫbina — дубовый лес, дубрава (Slownik. . ., 1981 : 174) и др. Поэтому в древности слово «дернина» могло применяться в значении «поросший дёрном участок земли», как и кусок (куски) вырезанного дёрна.

В научной литературе это слово так в основном и понимается. Во многих случаях нет и необходимости решать вопрос об уместности его использования вместо «дёрн». Тем не менее полезно ориентироваться на более точное соотношение понятий. Видимо, надо придерживаться следующего разграничения: «дёрн» обозначает объект вообще, безотносительно размеров, «дернина» — его более или менее определенную часть. Это может быть маленький кусок вырезанного дёрна, но может иметься в виду нетронутый дерновый слой одного пастбища, футбольного поля и т. п. «Дернина» и «дёрн» указывают на объект, независимо от того, одной или многими особями (и видами) они образованы.

Располагая данными сведениями, необходимо также иметь представление об объеме понятия «дёрн» как составной части растительного сообщества. По-видимому, к этому целесообразно подойти с позиций расчленения последнего на биогеоценотические горизонты в надземной части по Ю. П. Бялловичу (цит. по: Работнов, 1974 : 160), а в подземной — по Работнову (1974). Первый автор на щучковом лугу выделял: 1) приземной горизонт, характеризующийся максимальным насыщением массой надземных органов и листовой поверхностью, незначительным объемом воздуха на 1 см² листьев; 2) переходный, уничтожаемый при скашивании (10—30 см); 3) верхний, образованный генеративными побегами, с незначительной концентрацией массы надземных органов и листовой поверхности, с очень высокой обеспеченностью листьев светом и воздухом. Работнов (1974) подземную часть луговых ценозов разделяет на: 1) дерновый биогеоценогоризонт, 2) переходный, 3) нижний. Главный признак последнего деления — убывающая концентрация надземных органов сверху вниз.

Несмотря на то что схемы этих авторов относятся к принципиально разным средам (воздушной и почвенно-грунтовой), в их содержании есть общие или сходные особенности. Главные из них следующие: 1) концентрация растительных

органов увеличивается сверху и снизу к поверхности почвы, 2) наименее мощными (величина по вертикали) являются два средних горизонта (приземной и дерновый). Если сложить обе схемы вместе, обнаружится симметрия в выраженности этих показателей, осью которой является поверхность почвы.

Многочисленные исследования показали, что в разрезе полного профиля травянистого ценоза к двум средним горизонтам в большинстве случаев приурочены не только наиболее высокая концентрация растительных органов, но и грибов, бактерий, беспозвоночных, наиболее сложные метаболические связи, максимальная активность биологических процессов в целом (Дылис, 1978 : 41). Особое положение этих горизонтов обусловлено их непосредственным контактом с поверхностью почвы, взаимодействием последней с водой, воздухом и светом в наиболее оптимальном режиме по сравнению с выше- и нижележащими участками фитоценоза. Поэтому именно здесь и сложился главный «цех» почвообразования.

«Приземной» и «дерновый» горизонты взаимообусловлены и постоянно взаимодействующие. Так, многие типичные надземные органы, например ортотропные побеги, как правило, своими основаниями располагаются в подземной сфере. И наоборот, специализированные подземные органы могут выходить вверх за пределы почвы. Известно, что корни в большинстве случаев интенсивно пронизывают подстилку, а ползучие корневища в густых травостоях могут проникать в ветошь.

Изложенные и другие материалы позволили нам составить представление о дёрне, как о биогеоценотическом слое, включающем дерновый горизонт в смысле Работнова (1974) и надземную часть фитоценоза, которая лишь примерно соответствует упомянутому горизонту Бялловича. Нижний (подземный) предел этого слоя обнаруживается более или менее просто известными методами, указанными, например, в книге Сигалова (1971 : 178, 179). По мнению этого автора, мощность дернины обычно варьирует в зависимости от ее ботанического состава и возраста от 5 до 12 см, хотя на некоторых травостоях может отсутствовать вообще.

При определении верхней границы мы исходим из того, что дёрн в надземной части — это необязательно очень густое, непросматриваемое скопление на поверхности почвы органов травянистых растений, как иногда считают и как чаще и бывает ввиду известной корреляции подземной и надземной сферы растительности. Совокупность изложенного выше материала позволяет нам утверждать, что критерием возможности называть данный объект дёрном является свойство вырезанного пласта сохранять целостность независимо от густоты, проективного покрытия и ботанического состава образовавшего их травостоя. Например, изреженная газонная популяция на этапе «регресса» может сохранять довольно прочный дёрн, тогда как в конце периода «появления всходов» и в период «первичного постоянства густоты» (Мыцык, 1983 : 743), несмотря на возможную исключительно высокую густоту травостоя, дёрн отсутствует совсем, т. е. вырезанные пласты очень легко разваливаются или вырезать их вообще невозможно.

В практике при переносе дернин надземная часть в основном варьирует от 5 до 15 см в распрямленном состоянии. Обусловлено это прежде всего удобством манипуляций и очевидной целесообразностью. Нет никакой необходимости пересматривать эти показатели и устанавливать одну обязательную величину. Любая из них была бы чисто условной и ничем не обоснованной.

Остается добавить, что приведенное в начале статьи «caespes» как латинское название дёрна по А. А. Щербаковой (1979 : 311), не соответствует данным «Русско-латинского словаря. . .» (Кирпичников, Забинкова, 1977 : 162). В последнем указано, что «caespes» — это «дерновина», а «дёрн» — «caespitium». У Н. Х. Дворецкого (1986 : 112) сказано: «Caespes (cēspes), itis» — «дёрн, дернина». Это разночтение объясняется, видимо, тем, что авторы словарей не проводят четких различий между понятиями «дёрн», «дернина» и «дерновина».

Из вышесказанного можно сделать следующее заключение. Основой слова «дёрн» является восстановленное «*der», которое совместно с «n» образовало слово по характеру индоевропейское, имевшее место уже в речи праславян и давшее, кроме прочих, древнерусское «дьрнъ» и русское «дёрн». Первоначально

оно применялось только по отношению к вырезанным пластам и обозначало «отодранное», «содранное». Впоследствии, в результате закономерных смысловых сдвигов это слово стало обозначать дёрн вообще, включая и не подлежащий вырезанию. С 1704 г. оно получило значение русского научного термина, обозначающего понятие объективной действительности.

Произведенный выше анализ позволяет дать следующее определение: дёрн — это совместно с приземным слоем травостоя верхний горизонт почвы, пронизанный и скрепленный множеством растительных отдельностей, сохраняющих целостность вырезанного пласта. «Дернина» — термин, несколько оттеняющий конкретность и поэтому целесообразно обозначать им часть дёрна, пространственно ограниченную в значительно варьирующих пределах. «Дерновый» покров» или «дерновое покрытие» имеет то же содержание, что и дёрн, но акцентирующее способность его покрывать почву и, следовательно, защищать ее от эрозии, и вообще быть своеобразной биологически очень активной оболочкой сухопутной поверхности земли, обладающей свойством почвообразователя, регулятора физических и химических процессов, специфической буферной и фильтрующей системой относительно нижележащих горизонтов. Аналогичны соотношения широко используемых понятий «трава» — «травяной покров», «почва» — «почвенный покров» и т. п. Понятия «дёрн», «дернина», «дерновый покров» относятся к объекту, образованному тесной совокупностью органов одной или многих особей и видов.

Автор выражает глубокую признательность академику АН УССР, главному редактору «Етимологічного словника української мови» (1982, 1985) А. С. Мельничуку за просмотр рукописи и ценные советы по части этимологии.

ЛИТЕРАТУРА

Александрова В. Д. Структура растительных группировок полярной пустыни о. Земля Александры (Земля Франца-Иосифа). — В кн.: Проблемы экологии, геоботаники, ботанической географии и флористики. Л.: Наука, 1977, с. 26—36. — *Алехин В. В.* География растений. М.: Учпедгиз, 1950. 420 с. — *Быков Б. А.* Геоботанический словарь. Алма-Ата: Наука, 1973. 214 с. — *Вильямс В. Р.* Собрание сочинений. Т. 5. М.: Гос. изд-во с.-х. лит., 1950. 624 с. — *Восьмиязычный* сельскохозяйственный словарь. Т. 1, 2. М.: Колос, 1970. 1043, 676 с. — *Головач А. Г.* Что такое газон? — Природа, 1949, т. 10, с. 62—64. — *Головач А. Г.* Газоны, их устройство и содержание. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1955. 337 с. — *Голубев В. Н.* Основы биоморфологии травянистых растений центральной лесостепи. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 1962. 511 с. — *Гроссгейм А. А.* Введение в геоботаническое обследование зимних пастбищ ССР Азербайджана. Баку: Изд-во Наркомзема, 1929. 75 с. — *Дворецкий И. Х.* Латинско-русский словарь. М.: Русский язык, 1986. 845 с. — *Доусон Р. Б.* Создание и содержание газона. М.: Изд-во М-ва коммун. хоз-ва РСФСР, 1957. 220 с. — *Дылис Н. В.* Основы биогеоценологии. М.: Изд-во МГУ, 1978. 151 с. — *Етимологічний* словник української мови. Т. 1, 2. Київ: Наук. думка, 1982. 631 с.; 1985. 570 с. — *Історія* української мови. Київ: Наук. думка, 1983. 743 с. — *Каден Н. Н.*, *Терентьева Н. Н.* Этимологический словарь научных названий сосудистых растений, дикорастущих и разводимых в СССР. Вып. 1. М.: Изд-во МГУ, 1979. 267 с. — *Келлер Б. А.* Растительный мир русских степей, полупустынь и пустынь. Вып. 1. Воронеж: Изд-во НКЗ, 1923. 183 с. — *Кирпичников М. Э.*, *Забинкова Н. Н.* Русско-латинский словарь для ботаников. Л.: Наука, 1977. 855 с. — *Кичунов Н. И.* Многолетники травянистые, грунтовые цветочные и лиственные декоративные растения. Л.; М.: Изд-во ВАСХНИЛ, 1935. 156 с. — *Классификация* и диагностика почв СССР. М.: Колос, 1977. 223 с. — *Лаптев А. А.* Газоны. Киев: Наук. думка, 1983. 176 с. — *Лучинский Л. Т.* Практическое садоводство. Ч. 2. Пенза, 1891. 152 с. — *Мельничук А. С.* О генезисе индоевропейского вокализма. — Вопр. языкознания, 1979, № 6, с. 3—16. — *Мошкова Н. О.* До вивчення трентеполій Чернівецької області Української РСР. — Укр. бот. журн., 1972, т. 29, № 4, с. 459—462. — *Мурзаев Э. М.* Словарь народных географических терминов. М.: Мысль, 1984. 653 с. — *Мыцык Л. П.* Динамика густоты травостоя многолетних злаков при газонном использовании в одновидовых посевах. — Бот. журн., 1983, т. 68, № 6, с. 740—748. — *Норин Б. Н.*, *Китсинг Л. И.* Стадии формирования растительных сообществ в горных тундрах плато Путорана. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 1, с. 15—24. — *Пизани В.* Этимология. История—проблемы—метод. М.: Изд-во иностр. лит., 1956. 188 с. — *Полная* энциклопедия русского сельского хозяйства и соприкасающихся с ним наук. Т. 2. СПб: Изд-во Девриена, 1900. 1286 с. — *Почвоведение.* М.: Колос, 1982. 496 с. — *Преображенский А. Г.* Этимологический словарь русского языка. Т. 1. М.: Гос. изд-во иностр. и нац. словарей, 1959. 717 с. — *Прозоровский А. В.* Полупустыни и пустыни СССР. В кн.: Растительность СССР. Т. 2. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1940, с. 267—480. — *Прокудін Ю. М.* На допомогу ботанікам. — Укр. бот. журн., 1985, т. 42, № 5, с. 87—88. — *Работнов Т. А.* Карта растительности европейской части СССР. — Бот. журн., 1950, т. 35, № 4, с. 411—415. — *Работнов Т. А.* Луговедение. М.: Изд-во МГУ, 1974. 384 с.; 1984. 319 с. — *Работнов Т. А.* О термине «дернина». — Бот. журн., 1978, т. 63,

№ 8, с. 1229—1230. — *Седов В. В.* Происхождение и ранняя история славян. М.: Наука, 1979. 155 с. — *Семереньи О.* Введение в сравнительное языкознание. М.: Прогресс, 1980. 407 с. — *Сигалов Б. Я.* Долголетние газоны. М.: Наука, 1971. 311 с. — *Словарь* ботанических терминов. Киев: Наук. думка, 1984. 307 с. — *Словарь* русских говоров Новосибирской области. Новосибирск: Наука, 1979. 601 с. — *Словарь* русских народных говоров. Вып. 8. Л.: Наука, 1972. 369 с. — *Словарь* русского языка. Т. 1. М.: Рус. яз., 1981. 696 с. — *Трубачев О. Н.* Языкознание и этногенез славян. — Вопр. языкознания, 1982, № 4, с. 10—26; 1984а, № 2, с. 15—30; 1984б, № 3, с. 18—29. — *Фасмер М.* Этимологический словарь русского языка. Т. 1. М.: Прогресс, 1964. 562 с. — *Филин Ф. П.* Очерки по теории языкознания. М.: Наука, 1982. 336 с. — *Фридланд В. М.* Индексы и определения почвенных горизонтов. — Почвоведение, 1982, № 12, с. 122—130. — *Цыганенко Г. П.* Этимологический словарь русского языка. Киев: Рад. шк., 1970. 599 с. — *Цыганенко Г. П.* Словарь служебных морфем русского языка. Киев: Рад. шк., 1982. 241 с. — *Шайн С.* Предисловие. — В кн.: Доусон Р. Б. Создание и содержание газона. М.: Изд-во М-ва коммун. хоз-ва РСФСР, 1957, с. 3—8. — *Шанский Н. М., Иванов В. В., Шанская Т. В.* Краткий этимологический словарь русского языка. М.: Просвещение, 1975. 543 с. — *Шредер Р.* Образование дёрна в садах и парках. — Вестн. садоводства, плодоводства и огородничества, 1883, № 4, с. 170—181, 216—229. — *Щербакова А. А.* История ботаники в России до 60-х гг. 19 в. Новосибирск: Наука, 1979. 365 с. — *Этимологический* словарь русского языка / Под ред. Н. М. Шанского. Т. 1, вып. 5. М.: Изд-во МГУ, 1973. 304 с. — *Slovnik* praslowianski. Wroclaw etc.: Wydawnictwo polskiej Akad. nauk. 1974, t. 1. 487 s.; 1981, t. 4. 287 s.

Степное отделение
Никитского ботанического сада.

Получено 25 IX 1986.

СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ОБЗОРЫ И НОВЫЕ ТАКСОНЫ

УДК 005 : 576.16 : 582.998 (479.25)

Э. Ц. Габриэлян, А. Л. Тахтаджян

НОВЫЙ ВИД *CENTAUREA* (*ASTERACEAE*) ИЗ АРМЕНИИ

E. C. GABRIELIAN, A. L. TAKHTAJAN. A NEW SPECIES OF *CENTAUREA* (*ASTERACEAE*) FROM ARMENIA

Описан новый для науки вид *Centaurea vavilovii* (*Asteraceae*) из секции *Microlophus*, который целым рядом признаков (строением стебля и листьев, придатков на листочках обертки, семени и хохолка, опушением) четко отличается от всех видов этой секции. Новый вид является эндемиком Армении.

Массовые сборы группы *Centaureinae* выявили на северном макросклоне Урцского хребта своеобразный василек с желтыми цветками и необычайно длинными базальными листьями. Сравнение его с *Centaurea behen* L., *C. polypodiifolia* Boiss., *C. pseudobehen* Boiss., с типом *C. euphratica* Boiss. и другими представителями секции *Microlophus* показало, что этот вид является новым для науки (см. рисунок). Ниже приводим его описание.

Centaurea vavilovii Takht. et Gabr., sp. nov. — Planta perennis radice verticali lignosa robusta. Caules 100—175 cm alti erecti numerosi alati, inferne floccoso-albotomentosi, superne sparse pilosi, albido-costati. Folia griseoloviridia, hinc inde purpurea, scabro-setosa, radicalia et caulina inferiora longissima (priora igitur 75 cm longa, 7 cm lata, posteriora vero 35 cm longa, 12 cm lata) integra vel basi lobis uni-bijugis angustis sursum inflexis praedita, apice acuminata, petiolis floccoso-albotomentosis 10—30 cm longis; caulina media integra, oblonga 7—25 cm longa, 3—10 cm lata, longissime decurrentia, margine undulata, suprema lanceolata. Inflorescentia communis corymboso-paniculata, ramosissima. Calathidia apice ramulorum solitaria. Involucri 2.5—4 cm longi, 1.5—2 cm lati cylindrici vel oblongo-ovoidei sursum subdilatati phylla plus minusve patentia, atro-viridia, ovato-triangularia apice obtusa, appendicibus minutis 1.5—2 mm longis, 2—3 (4) mm latis paleaceis pallide brunneis, basi angustatis, superne ad trientem vel medium 9—12 pectinato-ciliatis, aculeolo mediali munitis terminata, infima, unacum caulis apice araneosa, interiora elongato-elliptica, appendice paleacea inaequidentata praedita. Receptaculum paleis planis angustissimis nitidis 15—17 mm longis obsitum. Flores tubulosi flavi, involucro longiores, heterogami; marginales neutri 25 mm longi, tubo plano, haud amplificati, 5—6 lobati, staminodiis e tubo subexsertis; mediales hermaphroditi 23—30 mm longi, quinquelobi. Filamenta plana papillis pellucidis magnis dense tecta; supraconnectiva flava, appendicibus inferioribus sat magnis, plerumque integris, inferne acutatis. Stigma 3—4 mm longum, totum connatum, minutissime pilosum, pilis collectoribus brevibus. Nectarium cylindricum, margine obtuse denticulatum. Achenia 5—6 mm longa, 2—3 mm lata, plana lanceolata, apice truncata, margine coronula denticulata ornata, basi acutata, nitida griseola, striis longitudinalibus nigrescentibus notata, areola basilari laterali parva, elaeosomate minuto punctiformi praedita. Pappus achenio subaequilongus vel eo longior (7—8 cm longus), albus, persistens duplex, exterior e setis barbatis ad centrum elongatis formatus, interior uniserialis e setis brevibus, 1.5 mm longis contiguis constans.

Holotypus: RSS Armenia distr. Ararat, in viciniis p. Landzhar, declive generale boreale jugi Urtsensis in fruticetis, 1850 m s. m., 18 VIII 1986, E. C. Gabrielian (holotypus ERE, isotypi ERE, LE).



Centaurea vavilovii.

P a r a t y p i: RSS Armenia, distr. Ararat, in viciniis pagi Landzar (Birali), in arenosis prope viam, 1900 m s. m., 16 VII 1985, E. C. Gabrielian (ERE 132092); RSS Armenia, declive generale boreale jugi Urcensis secus viam ad ecclesiam Surb Karapet ducentem in declivi herboso caespitoso, 1800 m s. m., 13 VIII 1985, E. C. Gabrielian, G. M. Faivusch (ERE 132091, 132184, 132185); inter pagos Landzar et Schaghap, ad declive generale boreale iugi Urcensis in declivitate caespitosa, 9 VII 1986, E. C. Gabrielian (ERE 132186), prope pagum Landzar in fruticetis, 22 IX 1986, A. L. Takhtajan, E. C. Gabrielian (ERE 132187).

A f f i n i t a s: Species primo intuitu *C. behen* L. similis, a qua foliis longissimis oblongis minus rigidis, valde decurrentibus, caulibus late alatis, calathidii involucrique phyllorum appendiculatorum forma, pappi longitudine ac anuli eius interioris structura et dimensionibus optime differt. A *C. pseudobehen* Boiss. cui involucri phyllis appendiculatis similis est, foliis caulinis pinnatifidis nullis (foliis omnibus, basalibus nonnullis exceptis, plerumque integris), foliis longe (nec breviter) decurrentibus, caulibus undulato-alatis, appendicibus nec usque ad basin incisis 9—13 pectinato-ciliato-aculeolatis distinguitur.

Centaurea vavilovii Takht. et Gabr., sp. nov. — Многолетник с мощным деревянистым вертикальным корнем. Стебли 100—175 см выс., прямостоячие, многочисленные, крылатые, в нижней части клочковато-беловойлочные, в верхней части рассеянно-волосистые, ребристые, ребра беловатые. Листья серовато-зеленые, местами пурпурные, шероховато-щетинистые, прикорневые и нижние стеблевые очень длинные, соответственно 75 см дл., 7 см шир. и 35 см дл., 12 см шир., цельные или внизу с 1—2 парами узких, вверх изогнутых лопастей, вверху заостренные, на клочковато-беловойлочных черешках 10—30 см дл.; средние стеблевые цельные, продолговатые 7—25 см дл., 3—10 см шир., очень длинно низбегающие, по краю волнистые; самые верхние ланцетные. Общее соцветие щитковидно-метельчатое, сильно разветвленное. Корзинки на верхушках веточек одиночные. Обертки 2.5—4 см дл., 1.5—2 см шир., цилиндрические или продолговато-яйцевидные, кверху несколько расширенные; листочки обертки б. или м. оттопыренные, темно-зеленые, яйцевидно-треугольные с тупой верхушкой, заканчивающиеся небольшими, 1.5—2 мм дл., 2—3 (4) мм шир., светло-коричневыми пленчатыми придатками, у основания суженными, вверху на 1/3 или до половины 9—12 гребенчато-реснитчатыми с срединным шипиком; самые нижние, как и верхушка стебля, паутинисто-опушенные, внутренние удлиненно-эллиптические, с пленчатым неравномерно-зубчатым придатком. Цветоложе с плоскими, очень узкими блестящими пленками 15—17 мм дл. Цветки трубчатые, желтые, длиннее обертки, гетерогамные; краевые бесполые, 25 мм дл., с плоской трубкой, неувеличенные с 5—6 лопастями и едва выступающими из трубки стаминодиями; срединные обоеполые 23—30 мм дл., 5-лопастные. Тычиночные нити плоские, густо покрытые крупными прозрачными сосочками; надсвязники желтые, нижние придатки довольно крупные, обычно цельные, книзу заостренные. Рыльце 3—4 мм дл., по всей длине сросшееся, очень мелковолосистое, пыльцевыметающие волоски короткие. Нектарник цилиндрический, по краю мелкотупозубчатый. Семянки 5—6 мм дл., 2—3 мм шир., плоские, ланцетные, наверху усеченные, по краю с мелкозубчатой коронкой, внизу заостренные, блестящие, сероватые с темными продольными полосками; площадка прикрепления боковая, небольшая с маленькой точечной элайосомой. Паппус по длине почти равен или превышает семянку (7—8 мм дл.), белый, неопадающий, двойной: наружный с бородчатыми щетинками, удлиняющимися к центру; внутренний однорядный с короткими, 1.5 мм дл., сомкнутыми щетинками.

Г о л о т и п: АрмССР, Араратский р-н, окрестности с. Ланджар, северный макросклон Урцского хребта, в кустарниковых зарослях, 1850 м над ур. м., 18 VIII 1986, Э. Ц. Габриэлян (голотип ERE, изотипы — ERE, LE).

П а р а т и п ы: АрмССР, Араратский р-н, окрестности с. Ланджар (Бирали), на песчаных местах близ дороги, 1900 м над ур. м., 16 VII 1985, Э. Ц. Габриэлян (ERE 132092); АрмССР, северный макросклон Урцского хребта, по дороге к церкви Сурб Карапет, на задерненном травянистом склоне, 1800 м над ур. м., 13 VIII 1985, Э. Ц. Габриэлян, Г. М. Файвуш (ERE 132091, 132184,

132185); между селами Ланджар и Шагап, на северном макросклоне Урцского хребта на задерненном склоне, 9 VII 1986, Э. Ц. Габриэлян (ERE 132186); окрестности с. Ланджар, в кустарниковых зарослях, 22 IX 1986, А. Л. Тахтаджян, Э. Ц. Габриэлян (ERE 132187).

Родство. На первый взгляд сходный с *C. behen* L., от которого прекрасно отличается очень длинными, продолговатыми, не столь жесткими, сильно низбегающими листьями, широко окрыленными стеблями, формой корзинки и листочков обертки, наличием придатков, общей длиной хохолка, характером и размерами внутреннего кольца. От *C. pseudobehen* Boiss. вида, также имеющего придатки на листочках обертки, отличается отсутствием перисто-надрезанных стеблевых листьев (у нашего вида, кроме некоторых базальных, обычно все листья цельные), длинно (а не коротко) низбегающими листьями и волнисто-крылатыми стеблями; не до основания надрезанными 9—13 гребенчато-реснитчато-шипиковатыми придатками.

ЛИТЕРАТУРА

Цвелев Н. Н. Подрод *Microlophus* (Cass.) Hayek. — В кн.: Флора СССР. Т. 28. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1963, с. 560—564. — *Wagenitz G. Centaurea* L. — In: Flora of Turkey and East Aegean Islands. Vol. 5. Edinb. Univ. Press, 1975, p. 537—541. — *Wagenitz G.* Sect. *Microlophus* (Cass.) DC. — In: Flora Iranica, N 139b. Graz: Acad. Druck. u. Verlaganstalt, 1980, p. 373—378.

Институт ботаники АН АрмССР,
Ереван.
Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 17 IV 1987.

УДК 582.52.2 (571) Бот. журн., т. 72, № 12

А. Е. Кожевников

НОВЫЙ ВИД *CAREX* (SECTIO *ACUTAE*) С СОВЕТСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА

A. E. KOZHEVNIKOV. NEW SPECIES OF *CAREX* (SECTIO *ACUTAE*) FROM THE SOVIET FAR EAST

Описан новый для науки вид осоки — *Carex spongiifolia* — из родства *C. appendiculata*.

Carex spongiifolia A. E. Kozhevnikov sp. nov. — Plantae 70—100 cm altae grumulos formantes. Culmi scabri, basi vaginis flavido-brunneis praediti. Folia culmis plus minusve aequilonga vel eis longiora, 2.5—3 mm lata, longitudinaliter complicata, anni praeteriti — plana, 4—6 (8) mm lata, spongiose incrassata. Inflorescentia communis 15—20 cm longa, 5—7 spiculata. Bracteae inferiores 2 (3) inflorescentiae aequilongae vel subaequilongae, vaginis nullis. Spiculae superiores 1 (2) masculae, 3.5—4 cm longae, ca 0.4 cm latae, rectae vel plus minusve incurvatae, a femineis ad 2—3 cm remotae, squamis ab atro- ad flavido-brunneus, secus carinam viridibus. Antherae 1.7—2.5 mm longae. Spiculae inferiores 4—5 femineae, 4—6 cm longae, ca 0.5 cm latae, quarum superiores 2—3 approximatae et apice floribus masculis haud raro praeditae, sessiles, inferior remota, semper tota feminea, pedunculo plerumgue recto ad 1 (1.2) cm longo, floribus numerosis densis, sguamis utriculis plus minusve aeguilongis vel eis brevioribus et angustioribus, atro-vel pallide-brunneis, carina viridibus, margine plerumque anguste albo-membranaceis, apice obtusis, plerumque albo-membranaceis. Utriculi plano-convexi, 2.1—3.2 mm longi, 1.3—1.5 mm lati, virides, maturi — flavido-fusciduli, nervis 12—15 pro more distinctis percursi, marginibus

aeves, in rostrum laeve integrum pallidum ca 0.2 mm longum plus minusve sensium contracti. Nuculae 1.7—2.2 mm longae, 1.1—1.3 mm latae. Fl. VI, fr. VII.

Habitatio: in arensis ripariis.

Area gegraphica. Oriens Extremus URSS (pars australis Primorskensis), China Boreali-orientalis (?).

Typus: «Prov. Primorskensis, distr. Chanka, ad ripam lacus Chanka, inter pagos Turij Rog et Novokaczalinsk — 133.7 m s. m., in dunis arenosis, 2 VII 1985, A. E. Kozhevnikov, Z. V. Kozhevnikova» (VLA, isotypi LE, MHA, MW).

Affinitas. A *Carex appendiculata* (Trautv. et Mey.) Kük. utriculis distincte 12—15 nerviis (nec obsolete 8—10 nerviis) necnon foliis longitudinaliter complicatis inferne veteris spongioso—incrassatis (nec tenuibus, haud insrassatis) ad 6 (8) mm (nec ad 3 mm) latis.

Осока губколистная. Растения 70—100 см выс., образуют кочки. Стебли шероховатые, при основании с желтовато-коричневыми влагалищами. Листья б. м. равны или длиннее стеблей, 2.5—3 мм шир., вдоль сложенные, прошлогодние — плоские, 4—6 (8) мм шир., губчато-утолщенные. Общее соцветие 15—20 см дл., из 5—7 колосков. Нижние 2 (3) прицветные листа равны или почти равны соцветию, без влагалищ. Верхние 1 (2) колоска тычиночные, 3.5—4 см дл., около 0.4 см шир., прямые или б. м. изогнутые, на 2—3 см отставлены от пестичных колосков; колосковые чешуи от темно- до желтовато-коричневых, по килю зеленые. Пыльники 1.7—2.5 мм дл. Нижние 4—5 колосков пестичные, 4—6 см дл., около 0.5 см шир., из них верхние 2—3, сближенные и наверху нередко с тычиночными цветками, сидячие, нижний отставлен, всегда целиком пестичный, б. ч. на прямой ножке до 1 (1.2) см дл., с многочисленными густо расположенными цветками; колосковые чешуи б. м. равны или короче мешочков и уже их, темно- или светло-коричневые, с зеленым килем, по краям обычно узкобелоперепончатые, наверху тупые, б. ч. с белоперепончатой верхушкой. Мешочки плосковыпуклые, 2.1—3.2 мм дл., 1.3—1.5 мм шир., зеленые, зрелые — желтовато-буроватые, с 12—15 б. ч. ясными жилками, по краям гладкие, б. м. плавно переходят в гладкий, бледный, цельный носик около 0.2 мм дл. Орешки 1.7—2.2 мм дл., 1.1—1.3 мм шир. Цветение VI, плодоношение VII.

Обитает на прибрежных песках.

Географическое распространение: Дальний Восток СССР (южная часть Приморского края), Северо-Восточный Китай (?).

Тип: «Приморский край, Ханкайский р-н, побережье оз. Ханка посередине между пос. Турий Рог и Новокачалинск — район выс. 133.7 м над ур. м., песчаные дюны, 2 VII 1985, А. Е. Кожевников, З. В. Кожевникова» (тип VLA, изотипы — LE, MHA, MW).

Родство. От *Carex appendiculata* (Trautv. et Mey.) Kük. отличается 12—15 (а не 8—10) ясными (а не слабыми) жилками на мешочках, а также вдоль сложенными (а не плоскими) и в нижней части губчато-утолщенными (а не тонкими, не утолщенными) старыми листьями до 6 (8) мм (а не до 3 мм) шир.

Биолого-почвенный институт ДВО АН СССР,
Владивосток.

Получено 19 II 1987.

УДК 005 : 576.16 : 582.951.6 (729.1)

Н. Н. Цвелев

НОВЫЕ НОРИЧНИКОВЫЕ (*SCROPHULARIACEAE*) КУБЫ

N. N. TSVELEV. THE NEW TAXA OF THE *SCROPHULARIACEAE* FROM CUBA

В качестве новых для науки с Кубы описываются принадлежащие к семейству норичниковых (*Scrophulariaceae*) род *Seymeriopsis* с единственным видом *S. bissei*, 2 новых вида рода *Stemodia* (*S. bissei* и *S. fruticulosa*), а также подвид *Capraria biflora* subsp. *havanensis*. Приводится уточненный список норичниковых Кубы (61 вид из 30 родов).

В связи с обработкой сем. *Scrophulariaceae* для нового издания «Флоры Кубы» («Flora de la república de Cuba») нами критически просмотрен материал Гербариев Института экологии и систематики Кубинской академии наук (HAC) и Национального ботанического сада Республики Куба (HAJB). В результате этой работы выявлено несколько новых видов, которые были собраны во время экспедиций, организованных выдающимся исследователем флоры Кубы J. Bisse.

Seymeriopsis Tzvel. gen. nov. (Scrophulariaceae, Buchnereae). — Flores solitarii, in axillis foliorum superiorum positi et inflorescentiam racemiformem formantes. Pedicelli 0.5—1.5 cm lg., prope medium vel infra medium bracteolati, bracteolis subfiliformibus. Calyx subcoriaceus, glaber et laevis, obsolete pentanervis, subcupuliformis, tubo 1.5—2.5 mm lg., dentibus 5, late triangularibus, apice in appendicem subfiliformem patulam 3—4 mm lg. abeuntibus. Corolla lilacina vel caerulescens (?), claviforme-infundibuliformis, 30—40 mm lg., longe et anguste tubulosa, tubo sparse glanduloso-piloso, in parte inferiore 1.5—1.7, in parte superiore 0.8—1.2 mm lt., lobis patulis late ovatis glabris 5—6 mm lg. Stamina 4, in corollae parte inferiore affixa, filamentis prope basin dilatatis et villosis, antheris 2—3 mm lg., corollae tubo inclusis, glabris, loculis parallelis. Stylus compressus, longus, glaber, secus apicem sensim dilatatus et in stigma spathulatum paulo exsertum transiens. Capsula 10—12 mm lg., conico-ovata, glabra. Semina numerosa, ellipsoidea, ca. 0.8 mm lg., brunnea, sculptura reticulato-foveolata. Planta annua, subglabra. Caulis erectus 10—12 (25) cm alt., simplex vel in parte superiore ramosus. Folia sessilia, opposita, sed suprema saepe alterna, 1.5—2.5 cm lg., pinnatifida, segmentis filiformibus, glabris et sublaevibus.

T y p u s: *S. bissei* Tzvel. (species unica).

A f f i n i t a s. A genere proximo — *Seymeria* Pursh s. str. (=sect. «*Cassioides*» Penn.) pedicellis bracteolatis, corollis longe tubulosis et antheris inclusis differt.

S. bissei Tzvel. sp. nov. Descriptio vide supra.

T y p u s: Cuba, Isla de la Juventud, 1 km al N. O. Hotel Colony, pinares destuidos, suelo siliceo, 6 XI 1981, N 45872, J. Bisse, M. Bässler, A. Alvarez e otros (HAJB).

Описываемые род и вид по форме листьев и габитуально похожи на тип рода *Seymeria* Pursh — *S. cassioides* (Walt.) Blake, распространенный на юго-востоке США и на Багамских островах. Однако *Seymeriopsis bissei* хорошо отличается от этого рода присутствием прицветничков на цветоножках, очень длинной и узкой трубкой венчика и заключенными в него пыльниками. В отношении экологии этот вид также близок к *Seymeria cassioides*: оба они встречаются главным образом в разреженных сосновых лесах. Род *Seymeria* в узком объеме (sect. *Seymeria*=*Cassioides* Penn.) представлен 5 видами, распространенными в США и Мексике. Другая секция этого рода — *Pectinatae* Penn. (=*Pterosperma* Penn.), — имеющая менее рассеченные листья, волосистую коробочку яйцевидной формы и крылатые семена, на наш взгляд, заслуживает ранга самостоятельного рода.

Stemodia bissei Tzvel. sp. nov. — Planta perennis vel annua (?), 10—30 cm alt., breviter glanduloso-pilosa; caulis erectus, a basi ramosi. Folia sat numerosa, opposita, 1.5—2.5 cm lg., vulgo oblanceolata, sessilia, basi semiamplexicaulia, auriculas obtusas formantia, apice acuta vel acutiuscula, margine ab utroque

latere dentibus obtusiusculis 3—5, suprema sublinearia, 0.7—1.7 cm lg., basi acutiuscule auriculata. Flores in numero 1—2 in foliorum supremorum et bracteorum axillis in pedicellis 2—6 mm lg. positi. Calyx 3.2—4 (8) mm lg., breviter glanduloso-pilosus, lobis 5 lineari-lanceolatis subaequalibus, bracteolis 2 linearibus calycem subaequalibus. Corolla 6—8 mm lg., caerulescens (?), extus breviter glanduloso-pilosa. Stylus ca. 3 mm lg. Capsula 4—5 mm lg.

Typus: Cuba, prov. Pinar del Rio, Matahambre, Halas Aguas, Monte al Fote de la desembocadura del Rio Malas Aguas, 28 III 1982, J. Bisse, H. Diaz, У. Glez (HAJB).

Affinitas. A specie proxima — *S. durantifolia* (L.) Sw. pedicellis 2—6 мм lg. (non ad 1.5 mm lg.) differt.

По сравнению с близким видом *S. durantifolia* (L.) Sw. имеет более мелкие общие размеры растения и более длинные (2—6, а не до 1.5 мм дл.) цветоножки. По-видимому, является еще одним эндемиком провинции Пинар-дель-Рио, вообще очень богатой эндемичными видами.

Stemodia fruticulosa Tzvel. sp. nov. — Planta perennis, suffruticulosa, 5—15 cm alta, brevissime glanduloso-pilosa. Caulis in parte inferiore lignescens, valde ramosus. Folia numerosa, opposita, oblonga vel oblongo-lanceolata, 3—7 mm lg., sessilia, basi angustata vel subauriculata, apice obtusiuscula, margine ab utroque latere dentibus rigidis 3—8. Flores axillares, subsessiles (pedicelli ad 0.5 mm lg.). Calyx 3.2—3.7 mm lg., sparse et brevissime glanduloso-pilosus, lobis 5 lanceolato-linearibus subaequalibus, bracteolis 2 anguste ellipticis, calycem subaequalibus. Corolla 4.5—5.3 (?) mm lg. Capsula 2.5—3 mm lg., calyce paulo brevior, ellipsoidea. Semina 0.2—0.3 mm lg., numerosa, brunnea, sculptura reticulata.

Typus: Cuba, prov. Pinar del Rio, Las Martinas, 10 IV 1938, N 10845, J. Acuña, J. Roig (HAC, cum isotypo).

Paratypus: Cuba, prov. Pinar del Rio, Cabo Corrientes, Palito Blanda costa a 8 km delcabo, 20 VI 1977, N 34255, L. Lepper, H. Dietrich, A. Areces e otras (HAJB).

Affinitas. A specie proxima — *S. maritima* L. habito fruticuloso et foliis minoribus (3—7 mm lg.) subcoriaceis differt.

Близок к широко распространенному виду *S. maritima* L., отличаясь от него кустарничковым габитусом (стебли — 5—15 см выс., в нижней части сильно одревесне̂вающие) и мелкими (3—7 мм дл.) очень жесткими листьями. Пока известен только из 2 местонахождений у морского побережья в юго-западной части провинции Пинар-дель-Рио (окр. пос. Лас Мартинас и мыса Корриентес), но очень вероятно присутствие этого вида на морских побережьях близлежащего о. Хувентуд.

Capraria biflora L. subsp. havanensis Tzvel. subsp. nov. — A C. biflora subsp. *biflora* foliis magis subito acutatis, pedicellis paulo longioribus (10—20 mm lg.) pilis 0.3—0.5 mm lg. rectis horizontaliter patentibus dense tectis, corollis paulo majoribus (8.5—10 mm lg.), stylis disperse pilosis differt. C. biflora subsp. biflora folia pro medio magis sensim acutata, pedicellos breviores (3—12 mm lg.) pilis longioribus (0.6—0.9 mm lg.) curvatis plus minusve tectos vel glabros, corollas paulo minores (7—8.5 mm lg.), stylum glabrum vel subglabrum habet.

Typus: Cuba, in viciniis urb. Havana, in valle fl. Bacuranao supra pag. Selimar in prato irrigato, 8 II 1984, N 511, N. Tzvelev (LE).

Subspecies cubensis endemica (prov. Havana et Pinar del Rio).

Очень полиморфный вид *Capraria biflora* L., как можно судить по обильному материалу Гербариев Гаваны, представлен на Кубе тремя таксонами. Один из них, включающий многочисленные экземпляры из провинций Гавана и отчасти Пинар-дель-Рио, характеризуется в среднем более внезапно заостренными листьями, немного более крупными (8.5—10 мм дл.) венчиками и в среднем более длинными (10—20 мм дл.) цветоножками, густо покрытыми короткими (0.3—0.5 мм дл.) прямыми горизонтально отстоящими волосками (часто они имеются и на листьях), а также рассеянно-волосистыми столбиками. Этот таксон описывается выше в качестве подвида — subsp. havanensis Tzvel. Два других таксона более широко распространены на Кубе, но почти не заходят в провинцию Гавана и особенно обычны в восточных провинциях Кубы (Гранма, Сан-

тьяго-де-Куба и Камагуэй). Географически они не обособлены друг от друга и нередко встречаются совместно, на основании чего мы придаем им ранг разновидностей типового подвида — *C. biflora* subsp. *biflora*. Для обеих разновидностей характерны в среднем более постепенно заостренные листья, более короткие (3—12 мм дл.) цветоножки и немного более мелкие (7—8.5 мм дл.) венчики. Одна из разновидностей, на Кубе более редкая, — var. *biflora* — имеет цветоножки, листья и стебли голые или почти голые: с рассеянными довольно длинными (0.6—0.9 мм дл.) и б. м. изогнутыми волосками, другая — var. *pilosa* Griseb. (=*C. hirsuta* Kunth) — отличается цветоножками, а обычно также стеблями и листьями, довольно густо покрытыми б. м. изогнутыми волосками 0.6—0.9 мм дл. К сожалению, мы не имели возможности увидеть какой-либо материал по *C. biflora* с о. Кюрасао (Малые Антильские острова), откуда этот вид был описан.

Следуя монографу американских норичниковых F. W. Pennell (1923, 1931), мы считаем необходимым делить широко понимаемый многими авторами род *Bacopa* Aubl. на ряд родов, из которых 7 представлены на Кубе (см. ниже роды с 11 по 17). Все эти роды, очень различные по строению венчика, форме и жилкованию листьев и другим признакам, прежде объединялись с монотипным родом *Bacopa* Aubl. s. str. (его единственный вид — *B. aquatica* Aubl. — отсутствует на Кубе) на основании одной особенности в строении чашечки, 2—3 наружных чашелистика которой сильно расширены по сравнению с 2 внутренними чашелистиками. Правда, у оригинального водного рода *Najadothrix* Penn. все чашелистики вполне сходны и для присоединения его к *Bacopa* s. l. нет никаких оснований. Род *Mella* Vand., на наш взгляд, более близок к родам *Stemodia* L. и *Lendneria* Minod, чем к другим родам из *Bacopa* s. l. Некоторым кубинским видам из *Bacopa* s. l. приходится дать новые комбинации, так как Pennell для них использовал неприоритетные родовые названия, а в одной из последних своих работ (Pennell, 1946) он был вынужден вновь принять род *Bacopa* в широком понимании. Нами по сравнению с 4-м томом «Flora de Cuba» (León, Alain, 1957) добавлен еще один вид из *Bacopa* s. l. — *Hydrotrida caroliniana* (Walt.) Small, который был впервые собран на Кубе советско-кубинской экспедицией в августе 1961 г. на болоте Сиенага-де-Сапата (Cienaga de Zapata) в провинции Матанзас и определен в Гербарии известным кубинским ботаником J. Acuña. Затем он был собран там же в декабре 1975 г. сотрудницей Института экологии и систематики АН Кубы Ramona Oviedo, которая включила данный вид в составленный ею список флоры этого болота, оставшийся, к сожалению, неопубликованным.

Относительно недавно описанный с Кубы вид *Bacopa minuta* Borhidi et Muñiz (1976, Acta Bot. Acad. Sci. Hung. 21, 3—4 : 229), по-видимому, является синонимом ранее описанного вида *Moniera micromonnieria* (Griseb.) Tzvel. Авторы отличают его от этого последнего вида (в роде *Bacopa* s. l.) почти сидячими и более мелкими цветками с белым венчиком. Однако у *Moniera micromonnieria* венчик всегда белый, а цветки часто бывают почти сидячими и более мелкими. С такими цветками уже описывался вид *Herpestis cowellii* Urb., принимаемый в последнее время за синоним *Moniera micromonnieria*. Хотя тип *Bacopa minuta* мы не видели, в Гербарии Института экологии и систематики АН Кубы имеются 2 гербарных листа разных коллекторов из этого же местонахождения («Moa, Playa de la Vaca»), несомненно принадлежащие к *Moniera micromonnieria*.

В приведенном ниже уточненном списке норичниковых Кубы нами принято также разделение рода *Lindernia* All. s. l. на 2 рода: *Lindernia* s. str. и *Vandellia* L. Виды последнего рода отличаются от видов *Lindernia* s. str. сросшимися в значительной части чашелистиками, мелкозубчатыми листьями с перистым жилкованием и семенами, покрытыми мелкими бородавочками.

Система сем. *Scrophulariaceae* Кубы

Подсем. 1. *Scrophularioideae*.
Триба 1. *Verbasceae* Benth. — 1. *Verbascum* L.: *V. thapsus* L.
Триба 2. *Scrophularieae*. — 2. *Scrophularia* L.: *S. minutiflora* Penn.

Триба 3. *Russelieae* Penn. — 3. *Russelia* Jacq.: *R. sarmentosa* Jacq.; *R. equisetiformis* Schlecht. et Cham.

Триба 4. *Gratioleae* Benth. — 4. *Capraria* L.: *C. biflora* L. (subsp. *biflora*; subsp. *havanensis* Tzvel.) — 5. *Scoparia* L.: *S. dulcis* L. — 6. *Stemodia* L.: *S. durantifolia* (L.) Sw.; *S. bissei* Tzvel.; *S. maritima* L.; *S. fruticulosa* Tzvel. — 7. *Lendneria* Minod : *L. ageratifolia* (Wright ex Sauv.) Penn.; *L. verticillata* (Mill.) Britt.— 8. *Mella* Vand.: *M. sessiliflora* (Benth.) Tzvel. comb. nov. (=*Herpestis sessiliflora* Benth. 1836, in Compan, Bot. Mag. 2 : 58); *M. stemodioides* (Penn.) Tzvel. comb. nov. (=*Caconapea stemodioides* Penn. 1920, Mem. Torrey Bot. Club, 16, 2 : 104); *M. beccabunga* (Griseb.) Tzvel. comb. nov. (=*Herpestis beccabunga* Griseb. 1866, Cat. Pl. Cub. : 182). — 9. *Mecardonia* Ruiz et Pav.: *M. procumbens* (Mill.) Small. — 10. *Moniera* P. Browne: *M. monnieri* (L.) Britt.; *M. micromonnieria* (Griseb.) Kuntze. — 11. *Herpestis* Gaertn. f.: *H. rotundifolia* Gaertn. f.; *H. repens* (Sw.) Cham. et Schlecht. — 12. *Silvinula* Penn.: *S. humifusa* (Griseb.) Penn. — 13. *Hydrotrida* Willd. ex Britt. et Brown: *H. caroliniana* (Walt.) Small — 14. *Najadothrix* Penn.: *N. longipes* Penn. — 15. *Lindernia* All.: *L. dubia* (L.) Penn.; *L. anagalloidea* (Michx.) Penn.; *L. alterniflora* (Wright ex Sauv.) Alain; *L. multicaulis* (Urb.) Alain — 16. *Vandellia* L.: *V. diffusa* L.; *V. crustacea* (L.) Benth. — 17. *Mazus* Lour.: *M. pumilus* (Burm. f.) Steenis — 18. *Cheilophyllum* Penn.: *C. macranthum* Urb.; *C. dentatum* Urb.; *C. microphyllum* Penn.; *C. radicans* (Griseb.) Penn.; *C. micranthum* Urb.; *C. sphaerocarpum* Urb.; *C. marginatum* Penn. — 19. *Micranthemum* Michx.: *M. rotundatum* Wright ex Griseb.; *M. umbrosum* (Walt.) Blake. — 20. *Amphiolanthus* Griseb.: *A. arenarioides* Griseb.; *A. longipes* Urb.; *A. bryoides* Griseb. — 21. *Hemianthus* Nutt.: *H. tetrandrus* (Wright ex Sauv.) Penn.; *H. callitrichoides* Griseb.; *H. trisetosus* Wright ex Griseb.; *H. reflexus* Wright ex Griseb. — 22. *Encopa* Griseb.: *E. tenuifolia* Griseb.

Триба 5. *Angelonieae* Penn. — 23. *Angelonia* Humb. et Bonpl.: *A. salicariaefolia* Humb. et Bonpl.; *A. angustifolia* Benth.; *A. pilosella* Kichx.

Триба 6. *Antirrhineae* Chav. — 24. *Kichxia* Dumort.: *K. elatine* (L.) Dumort. — 25. *Antirrhinum* L.: *A. majus* L. — 25. *Maurandella* (A. Gray) Rothm.: *M. antirrhiniflora* (Gumb. et Bonpl. ex Willd.) Rothm.

Подсем. 2. *Rhinanthoideae* Wettst.

Триба 7. *Buchnereae* Benth. — 27. *Agalinis* Rafin.: *A. linifolia* (Nutt.) Britt.; *A. albida* Britt. et Penn.; *A. purpurea* (L.) Penn.; *A. spiciflora* (Engelm.) Penn. — 28. *Anisantherina* Penn.: *A. hispidula* (Mart.) Penn. — 29. *Seymeriopsis* Tzvel.: *S. bissei* Tzvel. — 30. *Buchnera* L.: *B. longifolia* Kunth; *B. floridana* Gand.

Таким образом, в Республике Куба норичниковые представлены 61 видом из 30 родов и 7 триб.

ЛИТЕРАТУРА

León H., Alain H. Flora de Cuba. Vol. 4. La Habana, 1957. 556 p. — *Pennell F. W. Scrophulariaceae* of Cuba. — Proceed. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, 1923, vol. 75, p. 1—21. — *Pennel F. W.* The *Scrophulariaceae* of eastern temperate North America. — Monogr. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, 1931, N 1, p. 1—650. — *Pennell F. W.* Reconsideration of the *Bacopa — Herpestis* problem of the *Scrophulariaceae*. — Proceed. Acad. Nat. Sci. Philadelphia, 1946, vol. 98, p. 83—98.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

Получено 13 V 1987.

УДК 582.542.1 (571.1) Бот. журн., т. 72, № 12

О. Д. Никифорова

НОВЫЙ ВИД РОДА *DESCHAMPSIA* (*POACEAE*) С ПЛАТО ПУТОРАНА

O. D. NIKIFOROVA. A NEW SPECIES OF THE GENUS *DESCHAMPSIA* (*POACEAE*) FROM THE PUTORANA PLATEAU

Ревизия сибирских видов рода *Deschampsia* по гербарным материалам Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (г. Ленинград) и Центрального сибирского ботанического сада (г. Новосибирск) выявила, что на плато Путорана произрастает новый для науки вид.

Deschampsia vodopjanoviae Nikiforova sp. nov. — Planta caespitem compactum formans. Culmi 30—40 cm lati, recti, foliis emortuis paleaceis latis pallide fuscisbasi communiter compacte involucrati. Folia radicalia numerosa, plana vel longitudinaliter convoluta, rigida, secus costas sparse aculeolata. Panicula laxa, magna, 10—15 cm longa, ramulis tenuibus longis obtuse ascendentibus sublaevibus. Spiculae bi-triflorae, 3.5—4 (4.5) mm longae, ramulos subflexuosos terminantes, laxa dispositae. Glumae lanceolatae, acuminatae, violaceo-virides, late pallide aureo-marginatae, inaequimagnae (inferior superiore brevior ac angustior). Paleae late lanceolatae apice recte truncatae vel subacutatae. Lemma nervis lateralibus bene distinctis percursum, arista recta firma a parte quarta inferiore abeunte spiculam vix superante praeditum. Antherae 1.7—2 mm longae.

T y p u s: Putorana, lacus Chaja-Kjuel, in regione subalpina, declive schistosum ad flumen, 9 VIII 1972, S. Andrulaitis, Z. Malyscheva (LE).

A f f i n i t a s. Species hybrida *D. sukatschevii* (Popl.) Roshev.×*D. glauca* Hartm., a priore tamen caespite compacto et culmis foliis emortuis pallide fuscis basi communiter involucratis, a posteriore autem spiculis minoribus (3.5—4.5 mm, nec 5—6 mm longis), panicula magis diffusa necnon lemmate nervis lateralibus bene distinctis percurso et arista recta firma spiculam vix superante praedito differt.

D i s t r i b u t i o. Plato Putorana, In Prov. Krassnojarsk.

Дерновина плотная. Стебли 30—40 см выс., прямые, у основания покрыты плотной общей оберткой из широких, пленчатых, светло-бурых отмерших листьев. Прикорневые листья многочисленные, плоские или вдоль свернутые, жесткие, по ребрам с редкими шипиками. Метелка рыхлая, крупная, 10—15 см дл., с тонкими, длинными, тупо вверх направленными, почти гладкими веточками. Колоски 2—3-цветковые, 3.5—4 (4.5) мм дл., рыхло расположены на концах слегка извилистых веточек. Колосковые чешуи ланцетные, заостренные, фиолетово-зеленые, с широкой светло-золотистой каймой, неравные между собой, нижняя — короче и у́же верхней. Цветковые чешуи широколанцетные, с прямосрезанной или слегка заостренной верхушкой; нижняя цветковая чешуя с резко выраженными боковыми жилками, с прямой, крепкой остью, отходящей от нижней четверти чешуи и незначительно превышающей колосок. Пыльники 1.7—2.0 мм дл.

Т и п: Плато Путорана, озера Хая-Кюёль, в подгольцовом поясе, на щебнистом склоне к реке, 9 VIII 1972, С. Андрулайтис, З. Малышева (LE).

П а р а т и п ы (paratipi): Плато Путорана, оз. Някшингда, район метеостанции «Агата», 14 VII 1969, В. Паутова; оз. Кутарамакан, 1 VIII 1970, А. Толмачев, А. Киселева; оз. Бельдунчана, 26 VII 1971, Н. Водопьянова, Л. Иванов; оз. Эндэ, восточная часть, 12 VIII 1970, Ю. Петроченко; оз. Верхнее Тембенчи, 6 VIII 1971, Л. Малышев, А. Киселева, С. Андрулайтис, З. Малышева; пос. Талнах, 23 VII 1970, Н. Водопьянова; оз. Хакома, 25 VIII 1971, Ю. Петроченко; оз. Аян, 28 VIII 1969, Н. Водопьянова, В. Парыгин; оз. Ядун, 25 VII 1968, Н. Водопьянова; оз. Баселак, 4 VIII 1972, М. Иванова; район среднего течения р. Имангды, 4 VIII 1970, М. Иванова, В. Константинов; оз. Нижнее Тембенчи, 15 VII 1971, А. Киселева; оз. Анама, побережье р. Палага, 21 VIII 1968, С. Андрулайтис; оз. Хантайское, средняя часть, 23 VII 1969, А. Толмачев,

оз. Дарима, р. Илюм, 8 VIII 1969, Н. Водопьянова; оз. Канчук, 9 VIII 1969, Н. Водопьянова; оз. Дюпкун, восточная часть, 19 VII 1969, Ю. Петроченко; оз. Анама, южная часть, 26 VIII 1968, Н. Водопьянова.

Родство. Вид гибридного происхождения от *D. sukatschevii* (Popl.) Roshev. и *D. glauca* Hartm. От *D. sukatschevii* отличается плотной дерновиной, наличием у основания стеблей общей обертки из светло-бурых влагалищ отмерших листьев, от *D. glauca* — менее крупными, 3.5—4.5 мм дл., а не 5—6 мм дл., колосками, более раскидистой метелкой, а также наличием на цветковой чешуе резко выраженных боковых жилок и крепкой, прямой ости, незначительно превышающей колосок.

Распространение. Плато Путорана, Красноярский край.

Произрастает в лесном поясе на сырых, галечниковых или каменисто-песчаных берегах рек и озер.

Вид назван в честь исследователя флоры Сибири Н. С. Водопьяновой.

Центральный сибирский ботанический сад
СО АН СССР,
Новосибирск.

Получнео 16 III 1987.

УДК 005 : 582.542.1 (571.1/5)

Бот. журн., т. 72, № 12

Н. В. Власова

НОВЫЕ ТАКСОНЫ РОДА *KOELERIA* (*POACEAE*) ИЗ СИБИРИ

V. N. VLASOVA. THE NEW TAXA OF THE GENUS *KOELERIA* (*POACEAE*) FRON SIBERIA

Приводятся описания подвида *Koeleria delavignei* subsp. *veresczaginii* с Алтая и вида *K. tzvelevii* из Забайкалья (секция *Caespitosae*).

При изучении гербарного материала по роду *Koeleria* Pers. с территории Сибири в Гербариях Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE), Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова (MW), Томского государственного университета им. В. В. Куйбышева (TK) и Центрального сибирского ботанического сада (NS) были выявлены новые таксоны, диагнозы которых приводятся ниже.

Koeleria delavignei Czern. ex Domin subsp. veresczaginii Tzvel. ex Vlassova, subsp. nov. — *K. veresczaginii* Tzvelev in herb., nom. nudum — *K. delavignei* auct., non Domin: Цвелев, 1976, Злаки СССР: 271, p. p. — Planta perennis surculis subterraneis breviter repentibus. Culmi 60—90 cm alti, sub panicula ad 1—5 cm breviter pilosi, vaginis foliorum emortuorum paucis fuscis integris. Folia innovationum (15) 20—30 cm longa, 2—2.5 mm lata, mollia, plana vel convoluta plus minusve pilosa, culmea vaginis plerumque dense pilosis, laminis 4—12 cm longis, 3 mm latis, basi fasciculo pilorum longorum praeditis, pro more planis, rarius convolutis, pilosis. Paniculae 10—12 cm longae, 1—1.5 cm latae, oblongo-cylindricae, laxae viridulo-violaceae. Spiculae 6 mm longae, glumis mucronatis scabris, inferiore 3.5—4 mm longa, superiore 5—5.2 mm longa, lemmatis breviter vel obtuse mucronatis 5 mm longis scabris vel sparse pilosis.

Typus: montes Altai, Usnezja, pinetum herbosum ad declive montis, 20 VI 1914, N 24, V. I. Veresczagin legit (LE).

Affinitas. A *K. delavignei* Czern. ex Domin subsp. *delavignei* foliis pilosis, vaginis dense pilosis, glumis lemmatisque mucronatis (nec obtusatis) differt.

Многолетнее растение с коротко ползучими подземными побегами. Стебли 60—90 см выс., под метелкой на 1—5 см коротко опушенные, влагалища отмерших листьев немногочисленные, бурые, цельные. Листья вегетативных побегов (15) 20—30 см дл., 2—2.5 мм шир., мягкие, плоские или свернутые, б. м. воло-

систые. Влагалища стеблевых листьев обычно густоволосистые, пластинки листьев 4—12 см дл., 3 мм шир., у основания с пучком длинных волосков, обычно плоские, реже свернутые, волосистые. Метелки 10—12 см дл., 1—1.5 см шир., продолговато-цилиндрические, рыхлые, зеленовато-фиолетовые. Колоски 6 мм дл., колосковые чешуи заостренные, шероховатые, нижняя 3.5—4 мм дл., верхняя 5—5.2 мм дл., нижние цветковые чешуи коротко или тупо заостренные, 5 мм дл., шероховатые или рассеянно-волосистые.

Тип: Алтай, Узнезя, травянистый сосновый лес на склоне горы, 20 VI 1914, № 24, В. И. Верещагин (LE).

Паратипы (paratypi): Алтай, Муята, травянистые склоны, 19 VI 1909, В. И. Верещагин; Алтай, Анос, сухие травянистые склоны, 12 VI 1911, № 34, он же; Бийский округ, район Черного Ануя, окр. с. Ч. Ануй, юго-восточный склон горы, безлесный, 23 VI 1928, Е. Г. Победимова; Бийский округ, в шести верстах от с. Белый Ануй, южный пологий склон горы, покрытый луговыми растениями, 27 VI 1928, она же; Бийский округ, долина р. Каракол, недалеко от перевала из Черно-Ануйской долины, пойменный луг, 28 VIII 1929, она же; Горный Алтай, Элекмонарский (совр. Шебалинский) аймак, окр. с. Бешпельтир, суходольный луг, 30 VI 1952, В. Порошина, Штоль; Алтай, Шебалинский аймак, окр. с. Семинское, разнотравный луг, 9 VII 1948, А. Куминова, В. Минаева; Алтай, Шебалинский р-н, окр. с. Черга, редкий лиственничный лес по восточному склону долины р. Семы, 17 VI 1976, И. Красноборов, В. Ханминчун; Алтай, Теректинский хр., высота 2000 м над ур. м., верховья р. Ары-Гем, кедровое редколесье, 30 VII 1951, Г. Павлова, Е. Пеньковская.

Родство. От *K. delavignei* Czern. ex Domin subsp. *delavignei* отличается волосистыми пластинками листьев, густоволосистыми влагалищами, цветковыми и колосковыми чешуями, заостренными, а не притупленными.

Данный подвид распространен в основном в горах и предгорьях Северного Алтая, который отличается относительно влажным и теплым климатом. Как отмечает А. В. Куминова (1960), здесь встречаются степи предгорий, непосредственно связанные с растительностью равнинной степной зоны Западной Сибири, но в связи с увеличением влажности и приближением к горным хребтам представлены более мезофитными вариантами. Возможно, что и наш подвид является наиболее мезофитной расой *K. delavignei*, но отличается как более мощным развитием всех частей растения, так и их б. м. выраженной волосистостью. В то же время не исключена и другая причина — гибридизация *K. delavignei* s. str. и высокогорного вида *K. ledebourii* Domin. Она могла происходить в отдаленные геологические периоды, во время «выклинивания» лесного пояса или снижения его верхней границы, когда создавались условия для взаимного проникновения видов степной флоры и высокогорной (Красноборов, 1986). Кроме этого, хотя местообитания subsp. *veresczaginii* не имеют географической изоляции от местообитаний *K. delavignei* s. str., но типичные экземпляры последнего в непосредственной близости не встречаются. На северо-западе, в Барабинской низменности, большей частью распространена var. *barabensis* (Domin, 1907 : 249), характеризующаяся низкорослостью растений (стебли 20—22 см выс., доверху облиственные), листьями вегетативных побегов шероховато-опушенными, обитает на засоленных почвах. На западе, на Кулундинской равнине, обычно встречается var. *bicolor* (Domin, l. c. : 249) со стеблями под метелкой опушенными, метелки продоговатые или продолговато-цилиндрические, листья сильно шероховатые, колосковые и цветковые чешуи фиолетово-окрашенные.

Koeleria tzvelevii Vlassova, sp. nov. — *K. altaica* auct., non (Domin) Krylov: Пешкова, 1979, Фл. Центр. Сибири 1 : 103, p. p. — Planta perennis, viridiusculo-glauca, caespites haud magnos compactus 2—3 cm in diam. formans. Culmi 30—40 cm alti, glabri, sub panicula ad 0.5—1 cm pilosi, vaginis foliorum emortuorum numerosis fuscis fissis vel plus minusve integris. Folia innovationum 8—15 cm longa, 1—1.5 mm lata, rigida, plerumque plana, glabra, supra tantum ob aculeolos breves scabra. Folia culmea vaginis scabris, laminis 2—3 cm longis, convolutis vel semiconvolutis, subtus glabris, supra scabris. Paniculae 6—7 cm longae, 1 cm latae, oblongae, laxae. Spiculae 4—4.5 mm longae, glumis breviter acuminatis glabris, secus carinam breviter aculeolatis, inferiore 3—3.5 mm longa,

superiore vero 4 mm longa, lemmatibus breviter mucronatis 3.5—4 mm longis pilosis viridulo-violaceis.

Typus: Prov. Czitaensis, distr. Borzja, pagus Kailastuj, insula in fl. Argunj infra pagum, ad syrtim parvam, 22 VI 1960, Nomokonov et Zarubin legunt (LE).

Affinitas. A. *K. sclerophylla* P. Smirn. spiculis minoribus (4—4.5 mm, nec 6—7 mm), glumis lemmatibusque breviter mucronatis (nec longe vel aristatim acuminatis); a *K. thonii* Domin vero foliis et paniculis angustioribus necnon lemmatibus pilosis differt.

Многолетнее зеленовато-сизое растение, образующее плотные некрупные, 2—3 см диам., дерновины. Стебли 30—40 см выс., голые, под метелкой на 0.5—1 см опушенные; влагалища отмерших листьев многочисленные, бурые, расщепленные или б. м. цельные. Листья вегетативных побегов 8—15 см дл., 1—1.5 мм шир., жесткие, обычно плоские, голые лишь сверху шероховатые от коротких шипиков. Влагалища стеблевых листьев шероховатые, пластинки листьев 2—3 см дл., свернутые или полусвернутые, снизу голые, сверху шероховатые. Метелки 6—7 см дл., 1 см шир., продолговатые, рыхлые. Колоски 4—4.5 мм дл., колосковые чешуи коротко заостренные, голые по килю с короткими шипиками, нижняя 3—3.5 мм дл., верхняя 4 мм дл., нижние цветковые чешуи коротко заостренные, 3.5—4 мм дл., волосистые, зеленовато-фиолетовые.

Тип: Читинская обл., Борзинский р-н, с. Кайластуй, остров на р. Аргуни ниже села, гривка, 22 VI 1960, Л. И. Номоконов, А. Зарубин (LE).

Паратипы (paratypi): Читинская обл., Борзинский р-н, с. Абагайтуй, левобережный водораздел р. Аргуни ниже села, 17 VI 1960, № 395, Л. И. Номоконов, А. Зарубин; Читинская обл., Борзинский р-н, падь Булым, под чием на озере атмосферного питания, 19 VIII 1948, М. А. Рещиков; Читинская обл., Оловяннинский р-н, по дороге от с. Дурулгуй, правый берег р. Онона, пески, 30 VII 1938, В. Гусев; Забайкальская обл., бассейн р. Онона, окр. с. Чиндант 2-й, берег оз. Большого Чиндантского, на песчано-щебнистых откосах, 16 VI 1911, В. Смирнов.

Родство. От *K. sclerophylla* P. Smirn. отличается более мелкими колосками (4—4.5 мм, а не 6—7 мм) коротко заостренными, а не длинно- или остисто-заостренными чешуями; от *K. thonii* Domin отличается более узкими листьями и метелками, а также волосистыми нижними цветковыми чешуями.

Вид *K. tzvelevii* назван в честь известного агростолога Н. Н. Цвелева. Встречается в Забайкалье в бассейне р. Аргуни, приурочен к глинистым и песчаным берегам и островам, которые нередко засолены. Как отмечает Г. А. Пешкова, «засоленные почвы. . . приурочены к периферии соленых озер, подгорным понижениям, притеррасным частям долин, куда сносятся соли с окружающих территорий» (1972 : 16).

ЛИТЕРАТУРА

Красноборов И. М. О «тундростепях» на юге Средней Сибири. — В кн.: Растительный покров высокогорий. Л.: Наука, 1986, с. 131—136. — *Куминова А. В.* Растительный покров Алтая. Новосибирск: Изд-во СО АН СССР, 1960. 450 с. — *Пешкова Г. А.* Степная флора Байкальской Сибири. М.: Наука, 1972. 207 с. — *Пешкова Г. А. Poaceae*, или *Gramineae* — Мятликовые, или Злаки. — В кн.: Флора Центральной Сибири. Т. 1, Новосибирск: Наука, 1979, с. 69—139. — *Цвелев Н. Н.* Злаки СССР. Л.: Наука, 1976. 788 с. — *Domin K.* Monographie der Gattung *Koeleria*. (Bibliotheca Botanica, Hf 65). Stuttgart, 1907. 354 S.

Центральный сибирский ботанический сад,
Новосибирск.

Получено 24 III 1987.

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ

УДК 582.542.2 (47)

В. С. Новиков, Н. Б. Октябрева, В. Н. Тихомиров

О РАСПРОСТРАНЕНИИ *CAREX ARNELLII* (*CYPERACEAE*) В ЕВРОПЕЙСКОЙ ЧАСТИ СССР

V. S. NOVIKOV, N. B. OKTYABRYOVA, V. N. TIKHOMIROV

ON THE DISTRIBUTION OF *CAREX ARNELLII* (*CYPERACEAE*) IN THE EUROPEAN PART OF THE USSR

Приводятся гербарные и литературные данные о распространении *Carex arnellii* в европейской части СССР. Сообщается о находках ее в Мордовской АССР. Обосновывается предположение о более широком распространении этого вида в Средней России и в европейской части, например в пределах Чувашской и Марийской АССР, Волгоградской обл., где эта осока пока не обнаружена.

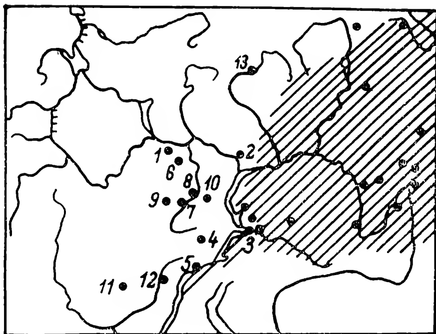
Ареал *Carex arnellii* Christ — осоки Арнеля — охватывает территорию Западной и Восточной Сибири к югу от 61° с. ш., Дальний Восток СССР (бассейн р. Амура, Приморье, о. Сахалин), а за пределами СССР — Японию (о. Хонсю), КНДР, Северо-Восточный Китай и северные районы Монголии (Кречетович, 1935; Ворошилов, 1966; Попов, 1970; Малышев, 1979; Грубов, 1982).

В европейской части СССР *C. arnellii* распространена преимущественно на востоке, в Заволжье (Егорова, 1976). Большинство образцов, хранящихся в гербариях Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР (LE) и Московского государственного университета (MW), собрано именно на левобережной части бассейна р. Волги, к востоку от 50° в. д. (см. рисунок), где эта осока встречается сравнительно часто по долинам рек, склонам ущелий в лесах, преимущественно разреженных дубовых и хвойно-широколиственных, реже — елово-пихтовых, а также среди кустарников на лугах. На правобережной части бассейна р. Волги *C. arnellii* до последнего времени считалась весьма редким видом (Егорова, 1964; Алексеев, Новиков, 1971), а немногочисленные места ее произрастания специалисты рекомендовали взять под охрану (Благовещенский, Пчелкин, 1984; Д. Аверкиев, В. Аверкиев, 1985, и др.).

Наше внимание *C. arnellii* привлекла в связи с изучением флоры Мордовской АССР. Критически обобщив гербарный и литературный материал по роду *Carex* в пределах республики, проанализировав видовой состав осок с сопредельных территорий, мы сделали предположение о возможности произрастания этого вида в Мордовии (Новиков и др., 1986). За пределами МАССР *C. arnellii* была известна из следующих пунктов средней полосы европейской части СССР (см. рисунок, *1—5*): 1) Горьковская обл., бывший Лысковский уезд, около г. Лыскова, Оленья гора, по южному склону к р. Сундовику, в кустах вяза, дуба, 24 IV 1927, Д. Аверкиев и Н. Чернова (LE); 2) г. Казань, Останков (LE); 3) Жигули, Хмелевский овраг, на южном склоне оврага в смешанном лиственном лесу (LE); 4) Пензенская обл., бывший Кузнецкий уезд, на запад от разъезда Елюзань Сызр.-Вяз. ж. д., верст 6, пойма речки Сюзюмки, 2 VII 1910; E. C. Stuckenberg (LE); 5) Саратовская обл., Воскресенский р-н, в 8 км к юго-востоку от Михайловки, 2 VII 1969, № 62, Ш. Шаткауская (LE). Кроме того, П. Н. Крылов (1929) указывал ее для окрестностей г. Сергача (ныне Горьковская обл.) (см. рисунок, *6*). Судя по этим сборам и литературным данным,

Распространение *Carex arnellii* в европейской части СССР.

Штриховкой показана область массового распространения вида, точками — гербарные сборы и литературные сведения (цифровые обозначения см. в тексте).



представлялось, что осока Арнеля распространена на правобережье р. Волги сравнительно узкой полосой, но на большом протяжении — от Горьковской до Саратовской области. Лишь находка ее в верховьях р. Суры в Пензенской обл. (см. рисунок, *4*) наводила на мысль о возможности более широкого распространения этой осоки, вероятно, на протяжении всей долины р. Суры.

Летом 1985 г. нам удалось обнаружить заросли *C. arnellii* в двух пунктах долины р. Суры на территории Мордовии (MW): в 10 км к юго-востоку от с. Симкино, на территории биостанции Мордовского государственного университета (см. рисунок, *7*), и в 4 км к северу от с. Беловодье, на левобережье р. Суры, в Дубенском заказнике, у границы МАССР с Ульяновской обл. (см. рисунок, *8*). Оба местонахождения приурочены к довольно хорошо сохранившимся, в настоящее время охраняемым на территориях заказников долинным широколиственным лесам из дуба, липы, кленов (*Acer platanoides* L. и *A. tataricum* L.) с богатым широкотравьем; здесь обильны *Milium effusum* L., *Lilium martagon* L., *Asarum europaeum* L., *Lathyrus pisiformis* L., *Pulmonaria angustifolia* L., *Dracocephalum ruischiana* L., *Campanula latifolia* L., *Crepis sibirica* L. и др.

В большинстве районов Мордовии по широколиственным лесам на междуречных участках часто встречается *C. sylvatica* Huds., схожая по габитусу с *C. arnellii*. Эта же осока нередко спускается в долины рек. В частности, на территории биостанции Мордовского университета распространены оба вида, а первые сборы *C. arnellii*, как оказалось, здесь были сделаны еще в 1979 г., но отнесены к *C. sylvatica*. Потребовалось пересмотреть все сборы *C. sylvatica* последних лет. Выяснилось, что в 1980 г. осока Арнеля была собрана еще раз, но уже на значительном расстоянии от долины р. Суры — в Чамзинском р-не, в 5 км восточнее с. Пичеуры, в дубраве по склону оврага (31 V 1980, В. Тихомиров, А. Симонова, Т. Троицкая — MW, LE) (см. рисунок, *9*). Упомянутый в этикетке овраг относится к бассейну р. Малой Кши — левого притока р. Суры. Установленная таким образом способность *C. arnellii* проникать на запад по долинам притоков р. Суры позволяет считать, что она распространена, вероятно, во многих восточных районах Мордовской АССР — прежде всего Атяшевском и Ардатовском, пронизанных долиной р. Алатыря, а также в Дубенском, Большеберезниковском, Кочкуровском, расположенных в бассейне р. Суры. В Чувашской АССР *C. arnellii* пока неизвестна (Куданова, 1965), но сомнений в произрастании ее здесь, по крайней мере в долине Суры, у нас нет. Косвенным подтверждением тому служат как наши данные по Мордовии, так и находки этого вида в Сурском р-не Ульяновской обл. (см. рисунок, *10*) (Благовещенский, Пчелкин, 1984).

Как далеко на запад проникла эта осока в средней полосе европейской части СССР, точно неизвестно, но очень важны находки ее в Воронежской обл. Н. С. Мельникова и Т. Б. Протоклитова (1976 : 93) сообщили, что обнаружили *C. arnellii* на территории Хоперского заповедника, в «кв. 35, по ложбинке в дубняке ландышевом. Мало. 14 V 1962 г.». В это даже трудно было поверить: уж очень далеко на западе в отрыве от его основного ареала был обнаружен вид, причем, что особенно удивительно, не в бассейне Волги, а в бассейне Дона! Гербарных сборов этих авторов мы не видели, но в 1982 г. *C. arnellii* собрал в Хоперском заповеднике Н. Н. Цвелев: пойменный дубовый лес близ восточного берега оз. Юрмище (левобережье Хопра) в 7 км к западу от с. Октябрьское, 27 V 1982, № 108 (LE; Цвелев и др., 1982) (см. рисунок, *11*). Просматривая гербарные сборы *C. sylvatica*, мы обнаружили, что много раньше, еще в 1902 г., *C. arnellii* была собрана в бассейне р. Дона на территории бывшей

Саратовской губернии: лес по склону в долину р. Медведицы близ с. Лысые Горы, 4 VI 1902, Петрова (MW) (см. рисунок, *12*). Эта старая находка связывает основной ареал осоки Арнеля с ее местонахождением в Хоперском заповеднике.

Сравнительно слабая изученность флоры левобережья Волги в пределах Марийской АССР, Костромской и Горьковской областей не позволяет пока достаточно четко провести северо-западную границу ареала *C. arnellii*. Для ее уяснения существенны находка этой осоки в окрестностях г. Кирова (Кировская обл., пойменный лес на правом берегу р. Вятки против г. Кирова, в лесу, редко, 21 VI 1951, Василевич — LE; см. рисунок, *13*), а также местообитания около г. Лыскова и по р. Суре, расположенные гораздо западнее Казани.

В свете изложенного становится очевидным, что, во-первых, *C. arnellii* — вид не столь уж редкий даже на правобережной части бассейна Волги и, вероятно, не нуждается в какой-то специальной охране: там, где мы его наблюдали, он развивается весьма успешно, представлен обширными зарослями, дающими обильный урожай плодов. Во-вторых, к востоку от 42° в. д. осока Арнеля распространена значительно шире и может быть встречена в новых районах и областях, где пока не находилась (например, Марийская и Чувашская АССР, Волгоградская обл. и др.). Выявить близкое к реальному ее распространение в средней полосе европейской части СССР мешало до сих пор сходство по габитусу с *C. sylvatica*. Наконец, в-третьих, судя по состоянию популяций *C. arnellii*, она к тому же, по-видимому, активно расселяется по долинам рек на запад и, возможно, даже вытесняет *C. sylvatica* — явление в настоящее время как будто редкое для Средней России, заслуживающее дальнейшего изучения.

При поисках *C. arnellii* следует обращать внимание на наличие у нее таких характерных, легко отличающих от *C. sylvatica* признаков, как светло-зеленые, сравнительно узкие, до 4 мм шир., листья, довольно длинные, мягкие, светло-бурые многочисленные простые волокна в основании побегов и на корневище, образующиеся от распада чешуевидных листьев, тычиночные колоски обычно в числе не менее 2, мешочки обратнояйцевидные, округло-трехгранные, резко переходящие в удлиненный носик. У *C. sylvatica* листья темно-зеленые, 4—8 мм шир., чешуевидные листья в основании побегов слабо распадаются на сравнительно короткие коричневые волокна, тычиночный колосок обычно один, мешочки эллиптические, постепенно переходящие в носик. Оба вида имеют характерные длинные, поникающие узкоцилиндрические женские колоски, побеги их образуют б. м. рыхлые дерновины.

Авторы признательны Т. В. Егоровой и Т. А. Остроумовой за помощь в просмотре материала по *C. arnellii* и *C. sylvatica* в Гербарии Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР.

ЛИТЕРАТУРА

Аверкиев Д. С., Аверкиев В. Д. Определитель растений Горьковской области. 2-е изд., испр. и доп. Горький: Волго-Вят. кн. изд-во, 1985. 320 с. — *Алексеев Ю. Е., Новиков В. С.* Определитель осок средней полосы европейской части СССР по вегетативным органам. М.: Наука, 1971. 80 с. — *Благовещенский В. В., Пчелкин Ю. А. Cyperaceae.* — В кн.: Определитель растений Среднего Поволжья. Л.: Наука, 1984, с. 310—322. — *Ворошилов В. Н.* Флора советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1966. 478 с. — *Грубов В. И.* Определитель сосудистых растений Монголии. Л.: Наука, 1982. 442 с. — *Егорова Т. В. Cyperaceae.* — В кн.: Маевский П. Ф. Флора средней полосы европейской части СССР. 9-е изд. Л.: Колос, 1964, с. 700—732. — *Егорова Т. В. Cyperaceae.* — В кн.: Флора европейской части СССР. Т. 2. Л.: Наука, 1976, с. 83—219. — *Кречетович В. И. Cyperaceae.* — В кн.: Флора СССР. Т. 3. Л.: Изд-во АН СССР, 1935, с. 1—464. — *Крылов П. Н.* Флора Западной Сибири. Вып. 3. Томск: Изд-во Томск. отдел. Рус. бот. общ., 1929, с. 377—718. — *Куданова З. М.* Определитель высших растений Чувашской АССР. Чебоксары: Чуваш. кн. изд-во, 1965. 345 с. — *Малышев Л. И. Cyperaceae.* — В кн.: Флора Центральной Сибири. Т. 1. Новосибирск: Наука, 1979, с. 139—202. — *Мельникова Н. С., Протоклитова Т. Б.* Материалы по флоре высших растений Хоперского заповедника. — В кн.: Дубравы Хоперского заповедника. 2. Современное состояние пойменных насаждений. Воронеж: Изд-во Воронеж. ун-та, 1976, с. 92—94. — *Новиков В. С., Октябрева Н. Б., Силаева Т. Б., Тихомиров В. Н.* Критический обзор осок флоры Мордовии. — Бюл. МОИП. Отд. биол., 1986, т. 91, вып. 1, с. 106—115. — *Попов М. Г.* Осоки Сахалина и Курильских островов. М.: Наука, 1970. 138 с. — *Цвелев Н. Н., Нескрябина Е. С., Печенюк Е. В.* Некоторые итоги флористических исследований в Хоперском государственном заповеднике. — Бот. журн., 1982, т. 67, № 6, с. 713—721.

Московский государственный университет

Получено 30 VII 1986.

УДК 581.9 (57.34) Бот. журн., т. 72, № 12

А. А. Таран

НОВЫЕ ВИДЫ СОСУДИСТЫХ РАСТЕНИЙ ДЛЯ ФЛОРЫ ЛАЗОВСКОГО ГОСУДАРСТВЕННОГО ЗАПОВЕДНИКА (ПРИМОРСКИЙ КРАЙ)

A. A. TARAN. THE NEW SPECIES OF VASCULAR PLANTS FOR THE FLORA OF THE LAZO STATE RESERVE OF PRIMORYE TERRITORY

Для Лазовского государственного заповедника впервые приводится 120 видов сосудистых растений, из них *Polypodium vulgare* впервые указан для Приморья; для редкого вида *Dimeria neglecta* дано новое местонахождение.

Лазовский государственный заповедник им. Л. Г. Капланова расположен в пределах юго-восточного отрога Сихотэ-Алиня — хр. Заповедного и бассейна р. Киевка в одноименном районе Приморского края. Основан в 1935 г. Его границы и площадь неоднократно изменялись. Первый флористический список заповедника, по материалам ботанической экспедиции Московского государственного университета им. М. В. Ломоносова 1944—1946 гг., приведен П. П. Жудовой в монографии «Растительность и флора Судзухинского государственного заповедника Приморского края» (1967). Этот список, включающий 1082 вида сосудистых растений, охватывает площадь в 339 000 га. В последующие годы исследования Н. П. Присяжнюк и О. Д. Форш (1975) дополнили список сосудистых растений заповедника еще 45 видами.

Инвентаризация флоры Лазовского государственного заповедника в его современных границах (на площади 116 500 га) начата автором в 1981 г. Собранные в результате этой работы новые для флоры заповедника виды приводятся в настоящем списке. Семейства и роды расположены по системе Энглера, виды в пределах родов — по алфавиту латинских названий. Названия растений даны согласно сводке С. К. Черепанова (1981). Виды, отнесенные С. С. Харкевичем и Н. И. Качурой (1981) к категории редких для советского Дальнего Востока, обозначены в списке звездочкой.

Аборигенные виды

Trichomanes parvulum Poir. — Левый берег р. Киевка, на 45 км дороги Лазо-Киевка, на затененных скалах среди мха, спор., 1 XI 1985. Единственное местонахождение.

Woodsia glabella R. Br. — Верхнее течение р. Киевки, в расщелинах карбонатных скал, спор., 12 VII 1985. Единственное местонахождение.

Polystichum braunii (Spenn.) Fée. — Под пологом кедрово-широколиственного леса, ключ Пасечный, вег., 12 II 1985; ключ Корейский, вег., 17 VI 1985; ключ Формозова, спор., 20 IX 1985. Редко.

**P. craspedosorum* (Maxim.) Diels. — Среднее течение р. Киевки, на влажных скалах вдоль левого берега, спор., 12 VII 1985. Очень редко.

**Dennstaedtia wilfordii* (Moore) Christ. — Восточные склоны сопок Туманная и Горал, по влажным распадкам, спор., 21 VIII 1985; долина р. Валуновки, на сырых скалах, спор., 8 X 1985. Редко.

Asplenium anagrammoides Christ. — Среднее течение р. Прекатной в трещинах влажных скал, спор., 20 IX 1985; среднее течение р. Валуновки, на скалах у воды, спор., 12 VIII 1985. Редко.

A. incisum Thunb. — Долина р. Киевки, на северном склоне оврага, вег., 20 III 1986. Единственное местонахождение.

**Pleurosoriopsis makinoi* (Maxim.) Fomin. — Западный склон сопки Горал, на замшелых камнях под пологом кедрово-широколиственного леса, спор., 17 X 1985. Единственное местонахождение.

**Cheilanthes argentea* (S. G. Gmel.) G. Kunze. — Верховье р. Киевки, в трещинах карбонатных скал, вег., 12 VII 1985. Единственное местонахождение.

Polypodium vulgare L. — О. Петрова, южные склоны у нижней границы лесной растительности, спор., 9 VIII 1984. Очень редко. Для Приморья указывается впервые.

**Pyrrosia lingua* (Thunb.) Farw. — Верхнее течение р. Киевки, подножье известняковой скалы, вег., 12 VII 1985. Единственное местонахождение, в числе нескольких особей.

**Osmundastrum claytonianum* (L.) Tagawa. — Верховья р. Соколовки, хвойно-широколиственный лес с большим участием березы маньчжурской, спор., 10 VI 1985; окр. кордона Петрова, свежая дубрава с березой, вег., 16 VII 1985. Изредка.

Botrychium lanceolatum (S. G. Gmel.) Ångstr. — О. Петрова, северо-западный склон, смешанный лес с преобладанием сосны корейской, спор., 7 VIII 1983. Редко.

B. robustum (Rupr.) Underw. — Урочище «Америка», долинный лес, вег., 10 V 1983. Единично; изредка по лесным дорогам и тропам на всей территории заповедника.

**B. strictum* Underw. — Окр. кордона «Беневка», лиственный лес, близ минерализованной полосы, спор., 7 IX 1984. Единственное местонахождение.

Lycopodium annotinum L. — Сопка Ногеевская, елово-пихтовая тайга, вег., 21 VIII 1983. Довольно обычно в поясе темнохвойных лесов.

Selaginella helvetica (L.) Spring. — Долина р. Киевки, открытые склоны, вег., 1 XI 1985. Очень редко.

S. shakotanensis (Franch. ex Takeda) Miyabe et Kudo. — Бух. Песчаная, сухие обнаженные скалы, спор., 14 VIII 1982. Часто.

**Ephedra monosperma* C. A. Mey. — Бух. Проселочная, сухой луг на песчаных дюнах у моря.

Typha australis Schum. et Thonn. — Окр. кордона Петрова, в старице, пл., 30 VIII 1985. Единично.

T. orientalis C. Presl. — Близ дороги Киевка—Преображение, заболоченный участок, цв., 14 VII 1985. Редко.

Sparganium stoloniferum (Graebn.) Buch.-Ham. ex Juz. — Окр. кордона Глазковка, у болота, пл., 24 IX 1984. Редко.

Phyllospadix iwatensis Makino. — Окр. кордона Петрова, в морской воде у берега, вег., 15 IX 1981. Часто. Ранее этот вид указывался Д. П. Воробьевым (1967) для о. Петрова, однако в списке заповедника отсутствовал.

Potamogeton gramineus L. — Среднее течение р. Беневки, в заводи близ кордона, вег., 6 IX 1984. Редко.

Dimeria neglecta Tzvel. — Окр. кордона Петрова, заболоченный луг, пл., 27 VIII 1985. Очень редко. Для СССР это третье местонахождение.

Glyceria triflora (Korsh.) Kom. — Окр. с. Кишиневка, сырой луг, цв., 11 VII 1983. Часто.

Torreyochloa natans (Kom.) Church. — Оз. Заря, заболоченный ольшаник у берега, цв., 29 VII 1982. Редко.

Puccinellia hauptiana V. Krecz. — Устье р. Киевки, луга, цв., 29 VI 1982. Часто.

Eleocharis mamillata Lindb. fil. — Оз. Заря, сплавина у берега, пл., 25 IX 1984. Единично.

E. palustris (L.) Roem. et Schult. — Оз. Заря, у края сплавины по берегам, пл., 25 IX 1984. Часто.

Bulbostylis densa (Wall.) Hand.-Mazz. — Устье р. Киевки, на песчаных дюнах, пл., 22 IX 1983. Очень редко.

Rhynchospora alba (L.) Vahl. — Оз. Заря, сплавина вдоль берегов, пл., 25 IX 1984; окр. кордона Петрова, сырой луг, пл., 27 VIII 1985. Часто.

Carex kobomugi Ohwi. — Устье р. Киевки, на песке у моря, пл., 29 VI 1982. Редко.

Eriocaulon ussuriense Koern. ex Regel. — Оз. Заря, илистые островки, пл., 25 IX 1984. Редко.

Juncus articulatus L. — Окр. кордона Петрова, у родника, пл., 10 VIII 1983. Единично.

Allium macrostemon Bunge. — Окр. пос. Глазковка, луга, пл., 27 VIII 1983. Единичные особи.

Iris mandshurica Maxim. — Бух. Киевка, сухие луга, цв., 6 VI 1983; окр. кордона Петрова, на песке, вег., 4 V 1986. Очень редко.

**Pogonia japonica* Reichenb. fil. — Оз. Заря, сплавина у берега, цв., 13 VIII 1981; близ кордона Петрова, заболоченный луг, цв., 27 VIII 1985. Редко.

Salix bebbiana Sarg. — Окр. с. Кишиневка, обочина дороги Лазо-Киевка, вег., 5 X 1984. Редко.

Parietaria micrantha Ledeb. — О. Петрова, восточное побережье, в трещинах скал под тисом, цв., 9 VIII 1984. Редко.

Fallopia dentato—alata (Fr. Schmidt) Holub. — Долина р. Беневки, прирусловый галечник, пл., 6 IX 1984. Единичные особи.

Polygonum viscoferum Makino. — Бух. Заря, поляна в дубняке у моря, цв., 17 VIII 1983. Единично.

Stellaria uliginosa Murr. — Окр. кордона Петрова, сырой участок долинного леса, цв., 24 VI 1984. Редко.

Spergularia marina (L.) Griseb. — О. Петрова, галечник, цв., 8 VIII 1983. Изредка.

**Lychnis cognata* Maxim. — Окр. с. Кишиневка, среди кустарников, цв., 18 VII 1983. Очень редко.

L. wilfordii (Regel) Maxim. — Окр. кордона Петрова, заболоченный луг, цв., 5 VIII 1983. Часто.

Enemion raddeanum Regel. — Долина р. Соколовки, кедрово-широколиственный лес, цв., 8 V 1981. Очень редко.

Aconitum albo-violaceum Kom. — Окр. с. Лазо, смешанный лес, цв., 8 IX 1983. Часто.

Ranunculus ussuriensis Kom. — Окр. с. Лазо, долинный лес, цв., 24 IV 1983. Местами доминирует.

Erysimum amurense Kitag. — Бух. Ежовая, щебнистые осыпи у моря, цв., 20 VI 1985. Редко.

Sedum ellacombianum Praeger. — Сопка Туманная, южный склон, на сухих скалах, цв., 24 VIII 1984. Часто.

Orostachys iwarenge (Makino) Hara. — О. Петрова, скалы у моря, цв., 2 VIII 1981. Часто.

Physocarpus amurensis (Maxim.) Maxim. — Верховья р. Киевки, вершина известняковой скалы, пл., 12 VII 1985. Единственное местонахождение.

**Pentaphylloides mandshurica* (Maxim.) Soják. — Сопка Туманная, южные склоны, в трещинах скал, цв., 12 VII 1984. Очень редко.

Astragalus schelichowii Turcz. — О. Петрова, поляна у тисовой рощи, пл., 15 X 1984. Часто по всей территории заповедника.

Kummerovia stipulacea (Maxim.) Makino. — Долина р. Пасечная, обочина лесной дороги, цв., 8 IX 1984. Единично.

Geranium davuricum DC. — О. Петрова, смешанный лес, пл., 8 VIII 1983. Единично.

G. erianthum DC. — Окр. с. Лазо, долинный лес., цв., 30 V 1983. Редко.

**Oxalis obtriangulata* Maxim. — Окр. с. Лазо, долинный лес, цв., 16 V 1984. Единичные особи. Единственное местонахождение.

Linum amurense Alef. — Устье р. Киевки, луга, цв., 29 VI 1982. Редко.

Euphorbia esula L. — Окр. кордона Беневка, долинный лес, цв., 8 V 1983. Изредка.

Circaea caulescens (Kom.) Nakai. — Сопка Туманная, скалы у моря, цв., пл., 14 VIII 1983. Редко.

C. cordata Royle. — Урочище Корейская падь, влажный долинный лес, цв., пл., 3 VIII 1982. Редко.

Pyrola japonica Klenze ex Alef. — Верховья ключа Болотникова, смешанный лес, пл., 15 X 1984. Редко.

Ophelia wilfordii A. Kerner. — Бух. Песчаная, щебнистые осыпи у моря, цв., 26 VIII 1985. Изредка.

Swertia veratroides Maxim. ex Kom. — Близ оз. Чухуненко, сырые луга,

цв., 2 X 1982; верховья ключа Соколовский, прирусловый ольшаник, цв., 3 X 1985. Единичные особи.

Pycnostelma paniculata (Bunge) K. Schum. — Устье р. Киевки, сухие луга, цв., 15 IX 1981; бух. Ежовая, задернованные склоны у моря, цв., 15 IX 1985. Единичные особи.

Scutellaria regeliana Nakai. — Оз. Заря, заболоченные берега, цв., пл., 13 VIII 1983. Часто.

S. strigillosa Hemsl. — О. Петрова, заросли кустарников у моря, цв., 15 VIII 1982. Изредка.

Dracocephalum multicolor Kom. — Сопка Черная, каменистые россыпи, цв., 1 IX 1981; бух. Ежовая, щебнистые осыпи у моря, цв., 20 IX 1985. Изредка.

Thymus komarovii Serg. — Бух. Чухуненко, разреженный дубняк по склонам у моря, пл., 29 VIII 1985. Редко.

Physaliastrum echinatum (Yatabe) Makino. — Среднее течение р. Лагунная, долинный лес, пл., 29 IX 1984. Единичные особи.

Scrophularia maximowiczii Gorschk. — Окр. с. Киевка, опушка дубового леса, цв., 27 VIII 1981. Редко.

Thladiantha dubia Bunge. — Усадьба Преображенского лесничества, вдоль ограды, цв., 26 VIII 1985. Редко.

Aster ageratoides Turcz. — Окр. с. Лазо, цв., 22 VIII 1983. В дубовых и долинных лесах. Часто.

Gnaphalium uliginosum L. — Окр. кордона Петрова, на сырых местах, цв., 25 VIII 1984. Изредка.

Bidens parviflora Willd. — Долина ключа Пасечный, галечник, цв., пл., 8 IX 1984. Единично.

Dendranthema coreanum (Lévl. et Vaniot) Worosch. — Бух. Проселочная, склоны у моря, цв., 28 VIII 1983. Часто.

Artemisia gmelinii Web. ex Stechm. — О. Петрова, поляна у тисовой рощи, бут., 8 VIII 1983. Нередко образует близ моря монодоминантные заросли.

Saussurea neoserrata Nakai. — Перевал в бух. Чухуненко, влажные луга, цв., 22 VIII 1985. Единично.

Ligularia fischeri (Ledeb.) Turcz. — Окр. кордона Петрова, луга у моря, цв., 10 VIII 1981. Часто.

**L. jaluensis* Kom. — Бух. Ежовая, заболоченный луг, цв., пл., 26 VIII 1985. Редко.

Scorzonera radiata Fisch. ex Ledeb. — Бух. Песчаная, щебнистые осыпи, цв., 20 V 1982. Единичные особи.

Адвентивные виды

Echinochloa crusgalli (L.) Beauv. — Усадьба заповедника, пл., 12 IX 1984. Часто.

Anisantha tectorum (L.) Nevski. — Усадьба заповедника, пл., 10 VII 1983. Единичные экземпляры.

Juncus bufonius L. — Окр. кордона Петрова, у дороги, пл., 29 VII 1981; берег р. Киевки, пл., 11 VII 1983. Большими группами.

Juncus tenuis Willd. — Окр. кордона Петрова, заболоченный луг у родника, пл., 10 VIII 1983. Единично.

Humulus lupulus L. — Киевское лесничество, у дороги в лесу, пл., 15 X 1985. Редко. Очевидно, на месте заброшенного поселения.

Chenopodium aristatum L. — Дорога у усадьбы заповедника, цв., 14 VI 1983. Большими группами.

Cerastium arvense L. — Окр. усадьбы заповедника, по выгонам, цв., 20 VI 1982. Изредка.

Ranunculus acris L. — Окр. кордона Глазковка, ольшаник, цв., 30 VI 1983. Часто.

Lepidium ruderale L. — Усадьба заповедника, пл., 10 VIII 1983. Массово.

L. sativum L. — На усадьбе заповедника, одичавшее, пл., 12 VII 1985. Единичные особи.

Bunias orientalis L. — Окр. пос. Преображение, на минерализованной полосе, цв., пл., 16 VI 1983. Единично.

Grossularia reclinata (L.) Mill. — О. Петрова, у края тисовой рощи, из культуры, пл., 10 VII 1982. Единичная особь.

Potentilla argentea L. — Устье Навгуева ключа, на песке, цв., 5 VIII 1984. Редко.

**Armeniaca mandshurica* (Maxim.) Skvorts. — Окр. кордона Соколовка, из культуры, вег., 21 V 1981. Единичная особь.

Melilotus albus Medik. — Усадьба заповедника, цв., 12 VII 1984. Единичные особи.

Trifolium campestre Schreb. — Окр. пос. Глазковка, выгоны, цв., 26 IX 1984. Единичные особи.

Erodium cicutarium (L.) L'Hér. — Усадьба заповедника, пл., 19 XI 1984. Часто.

Carum carvi L. — Кордон Глазковка, одичавшее, цв., пл., 10 X 1984. Единичные особи.

Pastinaca sylvestris Mill. — Кордон Глазковка, пл., 24 IX 1984. Единичные особи.

Cynoglossum divaricatum Steph. — Усадьба Преображенского лесничества, цв., 10 VIII 1985. Единичные особи.

Leonurus heterophyllus Sweet. — Окр. кордона Беневка, вдоль границ заповедника, цв., 8 IX 1984. Часто.

Nicotiana rustica L. — Усадьба Лазовского лесничества, одичавшее, цв., пл., 26 IX 1985. Единично.

Plantago cornuti Gouan. — Кордон Проселочный, на поляне, цв., 15 VI 1983. Единично.

P. depressa Schlecht. — Усадьба заповедника, пл., 10 VII 1983. Изредка.

Rudbeckia hirta L. — Кордон «Америка», на месте старого поселения, натурализовавшееся, цв., 13 VIII 1984. Единично.

Helianthus annuus L. — Обочина дороги у кордона Петрова, цв., 3 VIII 1983. Единичные особи.

Bidens frondosa L. — Окр. кордона Глазковка, у канавы, цв., пл., 14 VIII 1983. Изредка.

Galinsoga parviflora Cav. — Усадьба Преображенского лесничества, цв., 22 IX 1983. Единично.

Anthemis cotula L. — У кордона Глазковка, цв., пл., 24 IX 1984. Единичные особи.

Artemisia annua L. — Усадьба заповедника, цв., пл., 22 VII 1983. Массово.

A. sieversiana Willd. — Усадьба заповедника, на обнаженной почве, цв., 15 VIII 1984. Единично.

Senecio viscosus L. — Обочины дороги Киевка—Преображение, цв., 18 X 1984. Большими группами.

S. vulgaris L. — О. Петрова, осыпи у моря, цв., 6 VII 1983; бух. Горалья, на галечнике, цв., 27 VIII 1984. Единично.

Taraxacum mongolicum Hand.-Mazz. — Среднее течение Сухого ключа, поляна у источника, цв., 25 IV 1986. Часто у кордонов, вдоль троп и дорог.

T. multilobum Dahlst. ex Puolanne. — Морское побережье у кордона Петрова, цв., 4 V 1986. Часто у кордонов и избушек.

Centaurea scabiosa L. — Окр. кордона Беневка, по выгонам, цв., 12 VII 1983. Единично.

Sonchus oleraceus L. — Окр. с. Беневское, вдоль границ заповедника, цв., 4 VII 1981. Массово.

Таким образом, в результате обследования заповедника обнаружено 120 новых видов сосудистых растений, в том числе включенные в Красную книгу СССР (1984) *Pyrrosia lingua*, *Osmundastrum claytonianum*, *Pogonia japonica*, *Thladiantha dubia*, а также 14 видов, редких для советского Дальнего Востока (Харкевич, Качура, 1981). Один вид (*Polypodium vulgare*) впервые указывается для Приморья. Для редчайшего растения — *Dimeria neglecta* — приводится новое местонахождение.

Заносные и сорные растения (37 видов) собраны в основном на новой центральной усадьбе заповедника в с. Лазо, а также близ кордонов, вдоль дорог, идущих через заповедную территорию, на минерализованной полосе вдоль ее границ.

Окончательный видовой состав сосудистых растений заповедника не выявлен, однако по предварительным данным в нем насчитывается около 1000 видов. Гербарные образцы переданы в Гербарий Биолого-почвенного института ДВО АН СССР в г. Владивостоке (VLA).

Автор выражает искреннюю признательность С. С. Харкевичу за помощь в подготовке статьи.

ЛИТЕРАТУРА

Воробьев Д. П., Ворошилов В. Н., Горовой П. Г., Шретер А. И. Определитель растений Приморья и Приамурья. М.; Л.: Наука, 1966. 491 с. — *Жудова П. П.* Растительность и флора Судзухинского государственного заповедника Приморского края. — Тр. Сихотэ-Алинского заповедника. Владивосток, 1967, вып. 4, с. 5—245. — *Красная* книга СССР. М.: Лесн. пром-сть, 1984, т. 2. 480 с. — *Присяжнюк Н. П., Форш О. Д.* К флоре Лазовского государственного заповедника. — В кн.: Флора и растительность прибрежных районов юга Дальнего Востока. Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1975, с. 125—128. — *Харкевич С. С., Качура Н. Н.* Редкие виды растений советского Дальнего Востока и их охрана. М.: Наука, 1981. 234 с. — *Черепанов С. К.* Сосудистые растения СССР. Л.: Наука, 1981. 510 с.

Лазовский государственный заповедник,
с. Лазо, Лазовский район.

Получено 19 VII 1986.

ПОТЕРИ НАУКИ

УДК 92 (47+57) : 561

ПАМЯТИ ВСЕВОЛОДА АНДРЕЕВИЧА ВАХРАМЕЕВА (1912—1986)

V. A. SAMYLINA. IN MEMORY OF VSEVOLOD ANDREEVICH VACHRAMEEV (1912—1986)

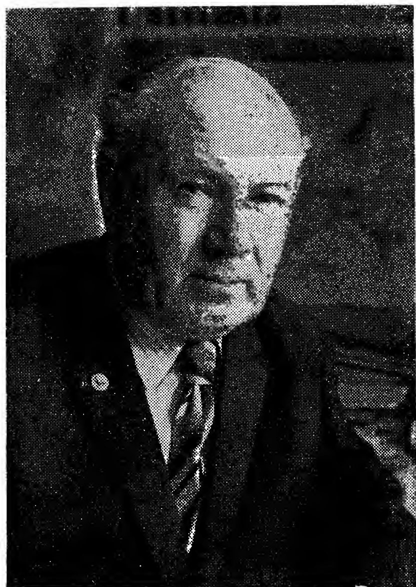
Советскую палеоботанику постигла тяжелая утрата. 14 ноября 1986 г. скоропостижно скончался Всеволод Андреевич Вахрамеев, выдающийся палеоботаник и стратиграф, член-корреспондент АН СССР, доктор геолого-минералогических наук, профессор, ученый с мировым именем.

В. А. Вахрамеев родился в 1912 г. в Ярославле, учился в Москве. После окончания средней школы и коллекторских курсов в 1930 г. начал работать в горно-геологическом отделе Научного института по удобрениям и инсектофунгисидам в качестве коллектора, а затем геолога. В 1931 г. он стал студентом геолого-разведочного факультета Всесоюзного заочного индустриального института, который окончил в 1938 г. без отрыва от работы. С 1935 г. и до конца своих дней В. А. работал в Геологическом институте АН СССР, где с 1956 по 1986 гг. возглавлял лабораторию палеофлористики и стратиграфии континентальных отложений (ныне лаборатория палеофлористики).

Первая научная статья В. А. появилась в журнале «Калий» в 1932 г., т. е. когда ему было всего лишь 20 лет и задолго до окончания института. С тех пор редкий год его жизни проходил без научных публикаций. В предвоенные и военные годы В. А. занимался в основном стратиграфией Средней Азии, Казахстана и Урала. Уже в кандидатской диссертации «Континентальные мезозойские отложения западной части Каменского района и характер их бокситоносности» (1944) им были широко использованы палеоботанические данные для палеоклиматической реконструкции условий бокситообразования, хотя в то время В. А. еще не предполагал, что палеоботаника станет основным делом его жизни.

Палеоботанические исследования В. А. начались после Великой Отечественной войны с изучения меловых флор Западного Казахстана под руководством А. Н. Криштофовича. В своей первой палеоботанической статье, опубликованной в «Бюллетене Московского общества испытателей природы» в 1946 г., В. А. описал открытые им в Казахстане мелколистные раннемеловые покрытосеменные. Проблема ранних покрытосеменных будет неизменно занимать его внимание всю дальнейшую жизнь. К ней он неоднократно возвращался в разные годы, каждый раз обобщая появившиеся новые данные. Изучение меловой флоры Западного Казахстана завершилось успешной защитой в 1952 г. докторской диссертации и публикацией в том же году монографии «Стратиграфия и ископаемая флора меловых отложений Западного Казахстана».

В 50-е годы начался новый этап в освоении природных ресурсов Сибири и Дальнего Востока, и В. А. переключается на изучение мезозойских флор и биостратиграфии этой огромной территории. Собранный в течение ряда полевых сезонов и обработанный им материал был обобщен в двух монографиях: «Стратиграфия и ископаемая флора юрских и меловых отложений Вилюйской впадины и прилегающей части Приверхоянского краевого прогиба» (1958) и «Верхнеюрская и нижнемеловая флора Буреинского бассейна и ее стратиграфическое значение» (1961, совместно с М. П. Долуденко). Ранняя из названных монографий была первой фундаментальной работой послевоенного периода по мезозойским флорам Сибири, выполненной на современном уровне знаний палеоботаники и геологии, и на нее ориентировались все последующие исследователи мезозойских флор этого региона. Постепенно, по мере расширения работ к из-



учению мезозойских флор Сибири и Дальнего Востока подключались другие исследователи, но В. А. всегда был среди них общепризнанным лидером и безоговорочным авторитетом и фактически курировал все палеоботанические исследования на этой территории. Данные, полученные В. А. и его сподвижниками, легли в основу унифицированных стратиграфических схем континентальных мезозойских отложений Восточной Сибири и Дальнего Востока, принятых на различных межведомственных стратиграфических совещаниях, и активно используются при геолого-съемочных работах.

Кроме монографий, в которых описаны крупные тафофлоры Казахстана, Сибири и Дальнего Востока, В. А. принадлежит множество статей с описанием небольших, но интересных растительных комплексов или отдельных растений из всех регионов нашей страны, а также Кубы и Монголии.

Трудно переоценить вклад В. А. в теоретическую палеоботанику, прежде всего в проблему дифференциации флор в геологическом прошлом. Этой проблемой он заинтересовался с первых лет своей деятельности как палеоботаника, сначала ограничив себя анализом юрских и раннемеловых флор Евразии. Развивая идеи А. Н. Криштофовича и В. Д. Принады, В. А. Вахрамеев установил определенную закономерность в изменении состава юрских и раннемеловых флор Евразии с юга на север, имеющую явно зональный характер. В конце 50-х—начале 60-х годов им были обоснованы и четко очерчены палеофлористические области и провинции для всей Евразии. Вслед за серией статей на эту тему в 1964 г. В. А. публикует монографию «Юрские и раннемеловые флоры Евразии и палеофлористические провинции этого времени». В ней был обобщен и основательно проанализирован огромный материал, накопленный к тому времени. Этот труд стал настольной книгой всех палеоботаников, изучающих мезозойские флоры.

Затем В. А. организовал коллективное исследование географии флор Евразии в палеозое и мезозое (уже целиком, а не только юры и раннего мела), которое завершилось изданием монографии «Палеозойские и мезозойские флоры Евразии и фитогеография этого времени» (1970, в соавторстве с И. А. Добрускиной, Е. Д. Заклинской и С. В. Мейеном). Эта книга была переведена на немецкий язык и опубликована в ГДР в 1978 г.

Позднее В. А. обратился к сравнительному анализу юрских и меловых флор всех континентов Земли, выявил особенности их развития и предложил схему палеофлористического районирования для всего земного шара. Этому вопросу посвящено несколько статей, опубликованных в 1975, 1984 и 1986 гг. Незадолго до кончины он завершил большую монографию «Юрские и меловые флоры Земли и климаты этого времени», в которой рассмотрены основные этапы развития наземной флоры на всех континентах на фоне эволюции палеоклиматов.

Всего В. А. опубликовано около 200 научных работ, еще несколько работ завершено и сдано в печать. За серию работ по теме «Юрские и меловые флоры Азии и их роль для расчленения и корреляции континентальных отложений, реконструкции климатов и палеогеографии» в 1975 г. В. А. был удостоен премии им. В. А. Обручева.

На протяжении около 15 лет (1949—1963) В. А. читал курс палеоботаники в Московском геолого-разведочном институте им. С. Орджоникидзе.

За свой труд В. А. награжден орденами «Знак почета», Трудового Красного Знамени и медалями.

Широкой была редакторская и научно-организационная деятельность В. А.

Он редактировал ряд палеоботанических и биостратиграфических сборников, книг и справочных руководств, был членом редколлегий «Палеонтологического журнала» и журнала «Советская геология», а также членом Межведомственного стратиграфического комитета СССР и бюро двух его комиссий, Научного совета по проблеме «Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов» при биоотделении АН СССР и председателем комиссии «Растения мезозоя» этого совета. Многократно В. А. представлял отечественную палеоботанику на различных международных конгрессах и симпозиумах за рубежом.

Много времени и сил В. А. отдавал научным консультациям. К нему постоянно обращались геологи и палеоботаники за помощью и советом, и никто никогда не получал отказа. Он равно уважительно относился ко всем своим коллегам независимо от их рангов, званий и возраста и всегда был готов поделиться своими знаниями и опытом. В. А. был чрезвычайно доброжелательным человеком и искренне радовался успехам коллег-палеоботаников, выходу новых книг, публикации интересных данных. Ответные симпатии и признательность палеоботаников выразились, в частности, в том, что более 20 видов ископаемых растений были названы его именем. Добрую память о Всеволоде Андреевиче Вахрамееве навсегда сохранят его ученики, друзья и коллеги.

СПИСОК ОПУБЛИКОВАННЫХ РАБОТ В. А. ВАХРАМЕЕВА

1932. Краткий геологический очерк калийных месторождений Карлюкского района Туркменской ССР. — Калий, № 7, с. 24—30.

1933. Гаурдакско-Лялимканские месторождения калийных солей. — Калий, № 4, с. 4—21. (Совместно с А. В. Пейве).

1934. Кырк-кызское месторождение сильвинита. — В кн.: Гаурдакский химический комбинат. Калий, т. 2, ч. 1, с. 109—117. (Совместно с Ю. А. Петроковичем).

1936. Мезозой Таджикистана. М.; Л.: Изд-во АН СССР. 196 с. (Совместно с А. В. Пейве и Н. П. Херасковым).

1937. Геоморфологический очерк юго-западного окончания Гиссарского хребта. — Землеведение, т. 39, с. 152—168.

О границе нижнего и среднего карбона Ферганы. — Изв. АН СССР. Сер. геол., № 2, с. 199—216.

1938. Средний карбон в Северо-Восточном Прибалхашье. — ДАН СССР, т. 19, № 9, с. 717—719. (Совместно с Д. М. Раузер-Черноусовой).

1939. Башкирские слои в Северном Тянь-Шане. — ДАН СССР, т. 25, № 8, с. 675—678. (Совместно с А. Д. Смирновым).

1940. Подводные оползни на границе мела и палеогена в верховьях р. Хопра. — ДАН СССР, т. 27, № 9, с. 998—1001.

Стратиграфия среднекаменноугольных отложений Северо-Восточного Прибалхашья (Казахстан). — Изв. АН СССР. Сер. геол., № 4, с. 115—130.

1941. Палеозой в Северном Приаралье. — ДАН СССР, т. 30, № 9, с. 818—821. (Совместно с А. Л. Яншиным).

Геологические исследования в северо-восточном Прибалхашье. — Бюл. МОИП. Отд. геол., т. 19, № 1, с. 29—52.

1945. Нижнекаменноугольная вулканогенная провинция Прибалхашья и северных дуг Тянь-Шаня. — Бюл. МОИП. Отд. геол., т. 20, № 1—2, с. 104—121.

1946. Континентальные меловые отложения восточного склона Среднего Урала (Каменский и Сухоложский районы). — Изв. АН СССР. Сер. геол., № 3, с. 69—88.

Находка нижнемеловых покрытосеменных растений в Западном Казахстане. — Бюл. МОИП. Отд. биол., т. 51, № 3, с. 63—66.

1947. Условия залегания бокситов в Каменском районе (Средний Урал). — Сов. геология, № 14—15, с. 29—42.

Роль геологической обстановки в развитии и распространении покрытосеменных флор в меловое время. — Бюл. МОИП. Отд. геол., т. 22, № 6, с. 3—17.

Ископаемая флора и стратиграфия континентальных меловых отложений восточного склона Урала и Западного Казахстана. — В кн.: Рефераты научно-исследовательских работ за 1945 г. АН СССР. Отд. геол.-геогр. наук. М.; Л.: Изд-во АН СССР, с. 10—11.

Отчет о разведке Травянистого месторождения бокситов, огнеупорных глин и лигнитов в 1942—1943 гг. — Изв. Глав. управления геол. фондов, вып. 4, с. 44—45.

1948. О возрасте мезозойских бокситов Урала, Казахстана и Енисейского кряжа. — Изв. АН СССР. Сер. геол., № 2, с. 57—70.

Цикадофиты из альбских отложений Западного Казахстана. — Бюл. МОИП. Отд. геол., т. 23, № 5, с. 3—15.

1949. Континентальные и солоновато-водные отложения олигоцена Северного Приаралья и северных чинков Устюрта. — Изв. АН СССР. Сер. геол., № 4, с. 19—48.

1952. Стратиграфия и ископаемая флора меловых отложений Западного Казахстана. Региональная стратиграфия СССР. Т. 1. М.: Наука. 342 с.

Стратиграфия и ископаемая флора меловых континентальных отложений Западного Казахстана: Автореф. дис. . . . д-ра геол.-мин. наук. М. 31 с.

Стратиграфия и ископаемая флора континентальных меловых отложений Западного Казахстана (автореф. доклада). — Бюл. МОИП. Отд. геол., т. 27, № 1, с. 89—90.

Новые данные о геологическом строении Вилюйской впадины и Приверхоянского краевого прогиба. — ДАН СССР, т. 84, № 2, с. 333—336. (Совместно с Ю. М. Пущаровским).

1953. О состоянии советской палеоботаники. — Изв. АН СССР. Сер. биол., № 4, с. 123—136.

1954. Мезозойская эра. — В кн.: БСЭ. 2-е изд., т. 27, с. 60—63.

О геологической истории Вилюйской впадины и прилегающей части Приверхоянского краевого прогиба в мезозойское время. — В кн.: Вопросы геологии Азии. Т. 1. М.: Изд-во АН СССР, с. 588—628. (Совместно с Ю. М. Пущаровским).

1955. Начало работ по палеогеографии в России. — В кн.: Очерки по истории геологических знаний. Вып. 4. М.: Изд-во АН СССР, с. 104—123.

Ботанико-географическая и климатическая зональность на территории Евразии в юрское и меловое время. — В кн.: Юбилейная научная сессия, посвященная 150-летию МОИП. 20—24 декабря 1955 г.: Тез. докл. М.: Изд-во МГУ, с. 1—3.

1956. Проект унифицированной схемы стратиграфии мезозойских отложений восточной части Сибирской платформы. — В кн.: Тез. докл. на Межведомственном совещании по разработке унифицированных стратиграфических схем Сибири. Секция стратиграфии мезозойских и третичных отложений. Л.: Госгеолтехиздат, с. 12—13.

1957. Ботанико-географическая и климатическая зональность на территории Евразии в юрское и меловое время. — В кн.: Вопросы палеобиографии и биостратиграфии. М.: Госгеолтехиздат, с. 64—76.

Стратиграфия мезозойских отложений восточной и южной частей Сибирской платформы (проект унифицированной и корреляционной схем). — В кн.: Тр. Межвед. совещ. по разработке унифицированных стратиграфических схем Сибири. Л.: Гостоптехиздат с. 19—26.

Юрский период (система). — В кн.: БСЭ. 2-е изд., т. 49, с. 415—419. (Совместно с И. И. Тучковым).

Развитие ботанико-географических областей в течение палеозоя и мезозоя на территории Евразии и их значение для стратиграфии. — Изв. АН СССР. Сер. геол., № 11, с. 82—102.

1958. Стратиграфия и ископаемая флора юрских и меловых отложений Вилюйской впадины и прилегающей части Приверхоянского краевого прогиба. Региональная стратиграфия СССР. Т. 3. М.: Изд-во АН СССР. 137 с.

Первая находка *Pachypteris* в СССР. — Бот. журн., т. 43, № 11, с. 1611—1612. (Совместно с В. А. Самылиной).

О верхнеюрской флоре южных районов СССР. — ДАН СССР, т. 128, № 5, с. 925—928. (Совместно с О. П. Ярошенко).

1959. Палеоботаническое обоснование стратиграфии верхнеюрских и нижнемеловых отложений Вилюйской впадины и южной части Приверхоянского краевого прогиба. — В кн.: Тр. Межвед. совещ. по разработке унифицированных стратиграфических схем Северо-Востока СССР (г. Магадан, 1957 г.), с. 267—274. (Совместно с В. А. Самылиной).

Нижнемеловые растения с оз. Ханка (Приморье). — Бот. журн., т. 44, № 7, с. 997—1000.

Нижнеюрская и ааленская флоры Северного Кавказа. — Палеонтол. журн., № 3, с. 125—133. (Совместно с Р. А. Васиной).

Ботанико-географическая и климатическая зональность в Евразии на протяжении мелового периода и сравнение ее с зональностью Северной Америки. — В кн.: El sistema cretacico. T. 2. Congreso geol. Internacional, XX sesion. Mexico, p. 213—228.

Стратиграфия и возраст юрских и меловых континентальных отложений Восточной Сибири и Дальнего Востока по данным палеоботаники. (На кит. и рус. яз.). — Acta palaeontol. sinica, vol. 7, N 6, p. 419—434.

Стратиграфия и возраст юрских и меловых терригенных отложений Восточной Сибири и Дальнего Востока по данным палеоботаники. — Дачжи кэцзи цинбао, № 12, с. 56—60. (На кит. яз.).

Предисловие редактора к кн.: Стратиграфический справочник. Япония. М.: Изд-во иностр. лит., с. 5—6.

1960. Стратиграфия юрских и нижнемеловых континентальных отложений Восточной Сибири и Дальнего Востока по данным палеоботаники. — Сов. геология, № 7, с. 82—94.

Палеоботаническая характеристика континентальных отложений, пограничных между меловой и палеогеновыми системами на территории Сибири. — В кн.: Границы меловых и третичных отложений. М.: Изд-во АН СССР, с. 210—216.

Итоги Всекитайского стратиграфического совещания (Пекин, 13—21 ноября 1959 г.). — Сов. геология, № 2, с. 149—160. (Совместно с Н. А. Беляевским, И. И. Горским, Д. В. Наливкиным, Н. К. Овечкиным, Б. С. Соколовым).

На Всекитайском стратиграфическом совещании. — Вестн. АН СССР, № 5, с. 75—77.

Основные черты нижнемеловых флор Сибири. — В кн.: Вопросы ботаники. Л.: Изд-во АН СССР, вып. 3, с. 113.

Конференция по мезозою Венгрии. — Вестн. АН СССР, № 3, с. 82—83.

1961. Stratigraphy from paleobotanical data of Jurassic and Lower Cretaceous continental deposits in East Siberia and the Far East. — Internat. geol. review, vol. 3, N 12, p. 1150—1158.

Верхнеюрская и нижнемеловая флора Буреинского бассейна и ее значение для стратиграфии. М.: Наука. 135 с. (Тр. ГИН АН СССР, вып. 54). (Совместно с М. П. Долуденко).

Домерская флора Северного Кавказа. — Палеонтол. журн., № 3, с. 103—108. (Совместно с В. А. Красиловым).

1962. Новые раннемеловые цикадофиты Якутии. — Палеонтол. журн., № 3, с. 123—129.

Юрские флоры Индо-Европейской и Сибирской ботанико-географических областей. — В кн.: Стратиграфия юрской системы. Доклады советских геологов к I международному коллоквиуму по юрской системе. Тбилиси: Изд-во АН ГрузССР, с. 137—155.

1963. Класс *Filices*. Папоротники. Общая часть. — В кн.: Основы палеонтологии. Водоросли, мохообразные, псилофитовые, плауновидные, членистостебельные, папоротники. М.: Изд-во АН СССР, с. 526—542. (С участием М. А. Седовой).

Подкласс *Ophioglossidae*. Ужовниковые. — Там же, с. 560—561. (Совместно с Э. Н. Кара-Мурзой).

Подкласс *Noeggerathiidae*. Неггератиевые. — Там же, с. 562—563.

Подкласс *Marattiidae*. Мараттиевые. — Там же, с. 563—569. (Совместно с Н. Д. Василевской, В. П. Владимирович, Э. Н. Кара-Мурзой, Е. О. Новик).

Подкласс *Leptofilices* (*Leptosporangiatae*). Лептоспорангиатные папоротники. — Там же, с. 569—601. (Совместно с Н. Д. Василевской, В. П. Владимирович, П. И. Дорофеевым, Э. Н. Кара-Мурзой, В. П. Лепехиной, Е. Н. Новик, Г. П. Радченко, М. А. Седовой, И. Н. Сребродольской, А. И. Турутановой-Кетовой).

Мезозойские папоротники, ближе не установленного родства. — Там же, с. 604—610.

Папоротникообразные, ближе не установленного положения. — Там же, с. 610—612.

Порядок *Bennettitales* (*Cycadeoidales*). — В кн.: Основы палеонтологии. Голосеменные, покрытосеменные. М.: Госгеолтехиздат, с. 97—113. (Совместно с Н. А. Болховитиной, Н. Д. Василевской, В. А. Самылиной, И. Н. Сребродольский, А. И. Турутановой-Кетовой, А. А. Яценко-Хмелевским).

Порядок *Cycadales*. — Там же, с. 114—121. (Совместно с Н. Д. Василевской, В. П. Владимирович, В. А. Самылиной).

Палеофлористические области и провинции Евразии в юрское и раннемеловое время. — В кн.: Палеобиогеографическое районирование и его использование при составлении палеогеографических карт: Тез. докл. IX сессии Всесоюз. палеонтологического об-ва. Л., с. 15—17.

Конференция Общества геологов и минералогов Чехословакии. — Вестн. АН СССР, № 12, с. 82—83.

1964. Юрские и раннемеловые флоры Евразии и палеофлористические провинции этого времени. М.: Наука. 263 с. (Тр. ГИН АН СССР, вып. 102).

Юрские флоры южных районов СССР и Индии, их соотношение и возраст вмещающих отложений. — В кн.: Гондвана. М.: Наука, с. 101—110.

К разработке единой шкалы юрской системы. — В кн.: Стратиграфия верхнего палеозоя и мезозоя южных биогеографических провинций. М.: Недра, с. 119—131. (Совместно с Г. Я. Крымгольцем, Н. П. Михайловым, Н. Т. Сазоновым).

To the elaboration of a geostratigraphical scale for the Jurassic system. — Internat. Geol. Congres. Report of the XXII session, India, 1964. Dehli, p. 234—256. (Совместно с G. J. Krymholz, N. P. Mikhailov, N. T. Sazonov).

Jurassic floras of the USSR. — Tenth International Botanical Congress. Abstracts. Edinburg, p. 19.

О соответствии видов, устанавливаемых по ископаемым остаткам, естественным видам растений. — В кн.: Систематика и методы изучения ископаемых пыльцы и спор. М.: Наука, с. 45—46.

Роль древних растений для восстановления физико-географических, особенно климатических, условий геологического прошлого. — В кн.: Методы палеогеографических исследований. Сб. 1. М.: Недра, с. 184—191.

100-летие со дня рождения Мариана Рациборского. — Вестн. АН СССР, № 1, с. 98—99.

1965. Специальная сессия Палеоботанического общества Индии и Палеоботанического института им. Бирбала Сахни. — Палеонтол. журн., № 2, с. 153—156.

Первая находка юрской флоры на Кубе. — Палеонтол. журн., № 3, с. 123—126.

Сы Син-цзян (1901—1964). — Палеонтол. журн., № 4, с. 113.

Юрские и раннемеловые флоры (по данным изучения листовых остатков) и их значение для биостратиграфии континентальных отложений. — В кн.: Тез. докл. к Межвед. совещ. по континентальным отложениям мезозоя и кайнозоя советской Азии и их биостратиграфии. Л., с. 20—22.

1966. Primer descubrimiento de flora des Jurasico en Cuba. — Revista Tecnologica, N 2, p. 22—25.

Ботанико-географическая зональность в геологическом прошлом и эволюция растительного мира. — Палеонтол. журн., № 1, с. 6—18.

Позднемеловые флоры Тихоокеанского побережья СССР, особенности их со-

става и стратиграфическое положение. — Изв. АН СССР. Сер. геол., № 3, с. 76—87.

Палеоботанические исследования в Индии и сессия Палеоботанического об-ва. — В кн.: Проблемы геологии на XXII сессии Международного геологического конгресса. М.: Наука, с. 104—111. (Совместно с Л. А. Кприяновой).

Jurassic floras of USSR. — Palaeobotanist, vol. 14, N 1—3 (1965), p. 118—123.

1967. Палеоботаническая характеристика и возраст угленосных верхнемезозойских отложений Дальнего Востока (междуречье Амура и Уды). — Изв. АН СССР. Сер. геол., № 2, с. 120—133. (Совместно с Е. Л. Лебедевым).

Мезозойские флоры СССР и стратиграфия континентальных отложений. — В кн.: Стратиграфия. Палеонтология. 1966. (Итоги науки и техники). М.: ВИНИТИ, с. 80—100. (Совместно с Р. А. Васиной).

Изучение мезозойских флор Советского Союза (1917—1967). — Бот. журн., т. 52, № 12, с. 1713—1722.

1968. Новые мезозойские папоротники. — В кн.: Растения мезозоя. М.: Наука, с. 7—16 (Тр. ГИН АН СССР, вып. 191).

Растительные микрофоссилии и граница между кембрием и докембрием на русской платформе. — В кн.: Геология докембрия. Международный геологический конгресс. XXIII сессия. Доклады советских геологов. Л.: Наука, с. 124—127. (Совместно с Н. А. Волковой).

1969. Ярусное расчленение средней юры южных районов СССР по данным палеоботаники. — Сов. геология, № 6, с. 8—18.

Палеоботаника на XXIII сессии Международного геологического конгресса. — Палеонтол. журн., № 2, с. 141—142.

Основные этапы развития древних флор и геохронологическая шкала. — В кн.: Совещание по проблеме «Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов»: Тез. докл. М.: ПИН АН СССР, с. 54—58.

1970. Закономерности распространения и палеоэкология мезозойских хвойных *Cheirolepidiaceae*. — Палеонтол. журн., № 1, с. 19—34.

Палеозойские и мезозойские флоры Евразии и фитогеография этого времени. М.: Наука. 424 с. (Тр. ГИН АН СССР, вып. 208). (Совместно с И. А. Добрускиной, Е. Д. Заклинской, С. В. Мейеном).

Коллоквиум по юрской системе Средиземноморской области. — Сов. геология, № 5, с. 170—173. (Совместно с В. В. Друщицом, В. Л. Егояном, Г. Я. Крымгольцем, Н. П. Лупповым, М. В. Михайловой, А. Л. Цагарели).

О Втором международном коллоквиуме по стратиграфии юрской системы. — В кн.: Постановления Межведомственного стратиграфического комитета и материалы его постоянных комиссий. М.: ВИЭМС, с. 35—42. (Совместно с Г. Я. Крымгольцем, К. И. Кузнецовой, В. В. Меннером, В. Н. Саксом, А. Л. Цагарели).

Первая находка беннеттитового *Dictiozamites* в мезозое Сибири. — Палеонтол. журн., № 4, с. 120—123.

Флоры и климаты Евразии в геологическом прошлом. — Природа, № 11, с. 32—41. (Совместно с С. В. Мейеном).

1971. Находка среднеюрской флоры в папильской свите Южной Прибалтики. — Сов. геология, № 3, с. 120—123. (Совместно с А. А. Григялисом, И. А. Михайловым).

Новая раннемеловая флора Станового хребта. — Палеонтол. журн., № 1, с. 88—94. (Совместно с Е. В. Блиновой).

Дрейф материков в свете палеоботанических данных. — В кн.: Проблемы теоретической и региональной тектоники. М.: Наука, с. 254—261.

Важнейшие местонахождения ископаемых остатков фаун и флор в Чехословакии. — В кн.: Проблемы геологии на XXIII сессии Международного геологического конгресса. М.: Наука, с. 346—349.

Development of the Early Cretaceous Flora in Siberia. — Geophylogy, vol. 1, N 1, p. 75—83.

Ярусное расчленение средней юры южных районов СССР и данные палеоботаники. — An. Instit. geolog. publici Hungarici, vol. 54, fasc. 2, p. 527—533.

Третья международная палинологическая конференция. — Природа, № 11, с. 108—109.

Lower and upper boundaries of the Jurassis deposits based on paleobotanical data. — Mem. Bur. rech. geol. et minieres, N 75, p. 277—280.

1972. Новый вид *Heilungia* из юры Монголии. — Палеонтол. журн., № 1, с. 144—147. (Совместно с Е. Л. Лебедевым).

О возрасте флоры новорайской свиты. — В кн.: Тр. совещ. по стратиграфии триаса и юры УССР и БССР. Киев, с. 337—338.

Мезозойские флоры Южного полушария и их соотношение с флорами северных континентов. — Палеонтол. журн., № 3, с. 146—161.

К методике составления палеобиогеографических карт. — В кн.: Проблемы палеозоогеографии мезозоя Сибири. М.: Наука, с. 19—33 (Тр. Ин-та геологии и геофизики СО АН СССР, вып. 111). (Совместно с Г. Я. Крымгольцем, В. Н. Саксом, М. С. Месежниковым, Н. И. Шульгиной).

Sur la methode de l'elaboration des cartes paleobiogeographiques. — Proc. Intern. Paleontol. Union. Intern. geolog. congress, XXIII sessia. Czechoslovakia. 1968. Warscawa, p. 239—254. (Совместно с G. J. Krymholz, M. S. Mesezhnikov, V. N. Sacks, N. I. Shulgina).

Развитие флор на рубеже позднего мела и палеогена (по данным изучения листьев). — В кн.: Тез. докл. и методические материалы совещ. по теме «Развитие и смена органического мира на рубеже мезозоя и кайнозоя». М.: Наука, с. 21—26. (Совместно с М. А. Ахметьевым).

Юрская флора. — В кн.: Стратиграфия СССР. Юрская система. М.: Недра, с. 442—447.

Биогеографическое районирование. — Там же, с. 447—450. (Совместно с Г. Я. Крымгольцем, М. С. Месежниковым, В. Н. Саксом, Н. И. Шульгиной).

Развитие мезозойских флор и геохронологическая шкала. — В кн.: Палеонтология. Международный геологический конгресс. XXIV сессия. Доклады советских геологов. М.: Наука, с. 37—46.

Проблема перемещения материков в юрском и меловом периодах по палеобиогеографическим данным. — Там же, с. 104—113. (Совместно с В. А. Басовым, Г. Я. Крымгольцем, В. Н. Саксом, М. С. Месежниковым, Н. И. Шульгиной).

The problem of continental drift during the Jurassic and Cretaceous in the light of paleobiogeographical data. — Intern. Geolog. Congr. XXIV session, sect. 7, palynology. Montreal, p. 257—264. (Совместно с V. A. Bassov, G. J. Krymholz, V. N. Sacks, M. S. Mesezhnikov, N. I. Shulgina).

Development of Mezozoic floras and geochronological scale. — Там же, p. 422—427.

Сто лет палеоботанических исследований на Украине. — Палеонтол. журн., № 4, с. 120—121.

1973. Покрытосеменные и граница нижнего и верхнего мела. — В кн.: Палинология мезофита. М.: Наука, с. 131—135.

Палеоботанические данные и граница между юрой и мелом. — Сов. геология, № 10, с. 19—28. (Совместно с И. Н. Бархатной, Н. А. Добруцкой, В. В. Павловым, Л. Р. Ровниной, Н. И. Фокиной).

1974. Палеонтология. — В кн.: Проблемы геологии и полезных ископаемых на XXIV сессии Международного геологического конгресса. М.: Наука, с. 121—129.

Меловые отложения предгорий Скалистых Гор Канады (Альберта) и их сравнительная палеофлористическая характеристика. — Там же, с. 152—163.

Международный коллоквиум по границе юры и мела. Лион (Франция) — Невшатель (Швейцария), сентябрь 1973 г. — Сов. геология, № 3, с. 139—141. (Совместно с Г. Я. Крымгольцем, А. Л. Цагарели).

История палеоботанических исследований в Академии наук. — Палеонтол. журн., № 2, с. 14—25.

Границы между отделами юры в континентальных отложениях СССР по данным палеоботаники. — В кн.: Вопросы стратиграфии верхней юры. М., с. 12—19.

Значение пыльцы *Classopollis* для палеографии. — В кн.: Палинология юрских и нижнемеловых отложений юга СССР. М.: ВНИГНИ, с. 8—9.

Jurassic floras of Middle Asia. — Birbal Sachni Institute of Paleobotany special publication, 2, p. 58—65.

1975. Основные черты фитогеографии земного шара в юрское и раннемеловое время. — Палеонтол. журн., № 2, с. 123—132.

Палеоботаника на XII Международном ботаническом конгрессе. — Палеонтол. журн., № 4, с. 143—145.

Появление покрытосеменных — важнейший этап в истории растительного мира. — В кн.: Совещ. по проблеме «Этапность в развитии органического мира». Тез. докл. М.: Наука, с. 95—99. (Совместно с В. А. Самылиной).

Палеобиогеография. — В кн.: Палеогеография СССР. Т. 3. М.: Недра, с. 183—186. (Совместно с В. Н. Верещагиным).

1976. Граница юры и мела. — В кн.: Границы геологических систем. М.: Наука, с. 185—224. (Совместно с В. В. Друщицем).

Стратиграфические границы и этапы развития органического мира. — Там же, с. 279—281.

Меловые отложения п-ова Елистратова (северо-восточная часть п-ова Тайгонос). — Сов. геология, № 3, с. 109—113. (Совместно с Г. П. Авдейко, Н. Б. Заборовской, Ю. П. Костиным, Е. Л. Лебедевым и М. С. Марковым).

Граница средней и поздней юры — важный рубеж в истории развития климата и растительности Северного полушария. — Сов. геология, № 4, с. 12—25. (Совместно с М. П. Долуденко).

Новый *Pseudolarix* из верхнего мела Северо-Востока СССР. — Палеонтол. журн., № 4, с. 127—130. (Совместно с Е. Л. Лебедевым).

Палеоботаника на XII Международном ботаническом конгрессе. — Природа, № 3, с. 17.

Развитие меловых флор северной части Тихоокеанского пояса. — В кн.: Палеонтология. Морская геология. М.: Наука, с. 128—137.

О положении границы мела и палеогена в нижнем течении Амура — В кн.: Очерки геологии и палеонтологии Дальнего Востока. Владивосток: Изд-во ДВНЦ АН СССР, с. 46—50. (Совместно с М. А. Ахметьевым, Г. М. Братцевой).

Платанообразные позднего мела. — Там же, с. 66—78.

Поздняя юра — эпоха коренной перестройки растительности и климата Евразии. — В кн.: Тез. докл. XXII сессии Всесоюзного палеонтологического об-ва. Л.: ВСЕГЕИ, с. 19—20. (Совместно с М. П. Долуденко).

1977. Верхнетриасовые флороносные отложения Восточного Предкавказья. — Изв. АН СССР. Сер. геол., № 3, с. 62—72. (Совместно с И. А. Добрускиной, Э. А. Жатьковой, О. П. Ярошенко).

Высшие растения по данным изучения листьев. — В кн.: Развитие флор на границе мезозоя и кайнозоя. М.: Наука, с. 39—65. (Совместно с М. А. Ахметьевым).

Древние покрытосеменные и сопутствующие им растения из нижнемеловых отложений Забайкалья. — Палеонтол. журн., № 4, с. 101—109. (Совместно с И. З. Котовой).

Флоры Сибирской палеофлористической области на границе юрского и мелового периодов. — В кн.: Международный коллоквиум по верхней юре и границе юры и мела. Новосибирск: Изд-во ИГГиГ СО АН СССР, с. 47—48.

Международный симпозиум по границе юры и мела. — Сов. геология, № 10, с. 150—153.

The Middle-Late Jurassic boundary, an impotant treshod in the development of climate and vegetation of the Northern Hemisphere. — Intern. geol. rev., vol. 19, N 6, p. 621—632. (Совместно с M. P. Doludenko).

1978. Paleozoische und Mesozoische Floren Eurasiens und die Phytogeographie diser Zeit. VEB Gustav Fischer Verlag Jena. 299 S. (Совместно с I. A. Dobruskina, S. V. Meyen, E. D. Zaklinskaja).

Климаты Северного полушария и данные палеботаники. — Палеонтол. журн., № 2, с. 3—17.

Классический разрез юрской системы в южной части ФРГ. — Изв. АН СССР.

Сер. геол., № 10, с. 65—71. (Совместно с Е. Л. Прозоровской, К. О. Ростовцевым, К. И. Худолеем, А. Л. Цагарели).

Палеоботаника. — В кн.: Краткий курс палеонтологии. М.: Недра, с. 189—214.

Деятельность комиссии по изучению папоротников, цикадофитов, хвойных, а также гинкговых и чекановскиевых (1969—1977). — В кн.: Информационные материалы о деятельности Научного совета по проблеме «Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов» в 1977 г. М.: Наука, с. 58—65.

1979. Вопросы биогеографии. — В кн.: Проблемы геологии и полезных ископаемых на XXV сессии Международного геологического конгресса. М.: Наука, с. 43—48.

Репродуктивные органы цветковых из альба Казахстана. — Палеонтол. журн., № 1, с. 121—128. (Совместно с В. А. Красиловым).

Флора Сибирской палеофлористической области на границе юрского и мелового периодов. — В кн.: Верхняя юра и граница ее с меловой системой. Новосибирск: Наука, с. 113—117.

Новейшие достижения в области изучения папоротников, цикадовых и беннетитовых мезозоя (1969—1978). — В кн.: Информационные материалы о деятельности Научного совета по проблеме «Пути и закономерности исторического развития животных и растительных организмов» в 1978 г. М.: Наука, с. 57—65.

Стратиграфия меловых отложений Охотско-Чукотского вулканического пояса и ее палеоботаническое обоснование. — В кн.: Стратиграфия и палеобиогеография докембрия и фанерозоя Тихоокеанского кольца. Т. 1: Тез. докл. XIV Тихоокеанский научный конгресс. Хабаровск, август 1979 г. М.: ВИНИТИ, с. 12—13. (Совместно с В. В. Громовым, Е. Л. Лебедевым, Н. И. Филатовой).

1980. Ранне- и среднеюрские флоры юга СССР и их роль в расчленении континентальных отложений. — В кн.: Палеонтология. Стратиграфия. Международный геологический конгресс. XXVI сессия. М.: Наука, с. 188—194.

Граница юры и мела в свете палинологических данных. — Изв. АН СССР. Сер. геол., № 2, с. 62—69. (Совместно с И. З. Котовой).

Мезозойские высшие споровые растения СССР. Справочное руководство. М.: Наука. 122 с. (Совместно с В. П. Владимирович, И. А. Добрускиной, В. А. Красиловым, Е. Л. Лебедевым, И. Н. Сребродольской).

Мезозойские голосеменные растения СССР. Справочное руководство. М.: Наука. 231 с. (Совместно с А. Т. Бураковой, М. П. Долуденко, И. А. Добрускиной, А. И. Киричковой, В. А. Самылиной).

Пыльца *Classopollis* как индикатор климатов юры и мела. — Сов. геология, № 8, с. 48—56.

Палеофлористика и стратиграфия. — В кн.: Стратиграфия в исследованиях Геологического ин-та АН СССР. М.: Наука, с. 106—107. (Совместно с С. В. Мейеном).

Палеофлористика мезозоя. — Там же, с. 117—130.

Проблемы флористического районирования в геологическом прошлом. — Там же, с. 134—137.

Новый вид *Heilungia* из позднего мела Забайкалья. — В кн.: Новые виды древних растений и беспозвоночных СССР. Растения. Л.: Аэрогеология, с. 56—58 (Тр. ВСЕГЕИ, т. 204). (Совместно с И. Н. Сребродольской).

1981. Pollen Classopollis: indicator of Jurassic and Cretaceous climates. — Palaeobotanist, vol. 28—29 (1979—1980), p. 301—307.

Развитие флор в средней части мелового периода и древние покрытосеменные. — Палеонтол. журн., № 2, с. 3—14.

Время образования Атлантического океана по палеонтологическим данным. — В кн.: Проблемы тектоники земной коры. М.: Наука, с. 29—37.

Возникновение Атлантического океана и палеонтологические данные. — В кн.: Палеонтология, палеобиогеография и мобилизм. Магадан: Магад. кн. изд-во, с. 106—113.

1982. Расчленение и корреляция континентальных отложений по палеоботаническим данным. — Сов. геология, № 1, с. 58—67.

Ревизия индийских видов *Glossopteris*. *Рец.* — Палеонтол. журн., № 1, с. 137. (Совместно с С. В. Мейеном).

Расчленение континентальных юрских отложений СССР по растительным остаткам. — В кн.: Зоны юрской системы. Л.: Наука, с. 146—169. (Совместно с В. И. Ильиной, Н. И. Фокиной).

О работе Подкомиссии по стратиграфии юрской системы Международной стратиграфической комиссии МСГН (XXVI сессия МГК, Париж, 1980 г.) — В кн.: Постановления Межведомственного стратиграфического комитета и его постоянных комиссий, № 20. Л.: ВСЕГЕИ, с. 38—41.

The Jurassic-Cretaceous boundary in the light of palinological data. — Intern. geol. rev., vol. 24, N 5, p. 605—611. (Совместно с I. Z. Kotova).

Classopollis pollen as an indicator of Jurassic and Cretaceous climate. — Intern. geol. rev., vol. 24, N 10, p. 1190—1196.

1983. Cretaceous flowers from Kazakhstan. — Rev. Palaeobot. and Palynol., vol. 40, N 1—2, p. 91—113. (Совместно с V. A. Krassilov, P. V. Shilin).

Палинологическая характеристика подмосковного берриаса (рязанский горизонт). — Изв. АН СССР. Сер. геол., № 4, с. 73—80. (Совместно с И. З. Котовой).

Юрские и меловые флоры Монголии и климат того времени. — Изв. АН СССР. Сер. геол., № 11, с. 54—58.

Расчленение верхнетриасовых отложений Прикумского нефтегазоносного района. — Сов. геология, № 5, с. 54—63. (Совместно с И. А. Добрускиной, Э. А. Жатьковой, А. С. Туртыгиной).

Морфология, систематика и филогения растений геологического прошлого. — В кн.: Основные проблемы палеонтологических исследований в СССР. М.: Наука, с. 41—55. (Совместно с С. В. Мейеном).

Том Максвелл Харрис (1903—1983) — Палеонтол. журн., № 4, с. 122—123. (Совместно с М. П. Долуденко, С. В. Мейеном, В. А. Самылиной).

1984. Флоры и климаты Земли в раннемеловую эпоху. — Сов. геология, № 1, с. 41—49.

Флоры и климат Земли в раннемеловую эпоху. — В кн.: XXVII международный геологический конгресс (Москва, 4—14 августа 1984 г.): Тезисы, т. 1. М., с. 324—325.

Климат тропического пояса Африки и Южной Америки в раннем мелу. — ДАН СССР, т. 274, № 4, с. 894—897.

Библиография и индекс палеоботанических работ (*рец.*). — Палеонтол. журн., № 1, с. 116—117.

Климатическая и фитогеографическая зональность в раннем мелу. — Ежегодн. Всесоюзн. палеонтологического об-ва, т. 27, с. 199—210.

1985. Климаты и распространение некоторых голосеменных в течение юры и мела в Азии. — В кн.: Становление и эволюция континентальных биот. Тез. докл. XXXI сессии Всесоюз. палеонтологического об-ва. Л.: ВПО, с. 16—17.

Стратиграфия нижнего мела Центральных Кызылкумов. — Сов. геология, № 4, с. 61—71. (Совместно с И. М. Абдуазимовой, Е. М. Швецовой, А. М. Боголовой, Р. Х. Худайбердыевым).

Фитогеография, палеоклиматы и положение материков в мезозое. — Вестн. АН СССР, № 8, с. 30—42.

Достижения отечественной палеоботаники в изучении растений мезозоя и разработке фитостратиграфии. — В кн.: Роль палеонтологии в развитии отечественной геологии (Тр. XXVII сессии Всесоюз. палеонтологического об-ва). Л.: Наука, с. 29—37.

Floras and climate of Pacific USSR. — In: Intern. geol. circum Pacific Project 171: Circum—Pacific Jurassic. Special paper, N 15, p. 1—4. (Совместно с E. L. Lebedev).

1986. Цикадовое (?) *Guramsania* gen. nov. из верхней перми Южной Монголии. — Палеонтол. журн., № 3, с. 103—108. (Совместно с Е. Л. Лебедевым, Ж. Содовым).

Об открытии маастритских слоев на Северо-Востоке СССР по правобережью р. Анадырь. — ДАН СССР, т. 291, № 5, с. 1189—1191. (Совместно с Г. М. Братцевой, Е. Л. Лебедевым).

1987. Среднее Приамурье. — В кн.: Стратиграфия СССР. Меловая система. 2. М.: «Недра», с. 97—107. (Совместно с Е. Л. Лебедевым).

Палеогеография. — Там же, с. 179—201. (Совместно с Б. Т. Яниным, Н. А. Ясамановым, М. М. Москвиным).

Высшие растения. — Там же, с. 265—274. (Совместно с В. А. Красиловым, В. А. Самылиной).

Палеобиогеография. — Там же, с. 274—287. (Совместно с В. В. Друщицом, М. М. Москвиным, Т. Н. Смирновой, Н. И. Шульгиной).

РАБОТЫ, СДАННЫЕ В ПЕЧАТЬ

Юрские и меловые флоры Земли и климаты этого времени. М.: Наука.

Миграция древних голосеменных в юрское и меловое время и причины этого явления. — В кн.: Чтения памяти А. Н. Криштофовича. Л.: Наука.

Палеоботаника. — В кн.: Краткий курс палеонтологии. 2-е изд. М.: Недра.

Cretaceous paleogeography of the USSR. — Rev. Palaeogeogr., Palaeoclimatol., Palaeoecol.

Climates and distribution of some gymnosperms in Asia during the Jurassic and Cretaceous. — Rev. Palaeobot. and Palynol.

В. А. Самылина.

Ботанический институт им. В. Л. Комарова АН СССР, Ленинград.

Получено 27 II 1987.

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

УДК 019.941.002 : 582

Методические указания к систематике растений/Сост. О. Н. Коровина. — Л.: ВИР, 1986. 211 с. Т. 1000 экз. Ц. 1 р.

E. B. ALEXEEV, V. S. NOVIKOV. (*A REVIEW*). METHODICAL INSTRUCTIONS FOR CLASSIFICATION OF PLANTS. 1986

Пожалуй, мало найдется в научно-методической литературе работ, в которых автор-составитель на основании опыта своей практической деятельности разрабатывает методические указания коллегам, особенно начинающим ботаникам. Такое намерение составителя можно приветствовать: безусловно, методических справочников для работы систематиков растений издается крайне мало и почти все они быстро переходят в разряд библиографических редкостей. Необходимость же таких пособий наглядно иллюстрируется хотя бы работой С. К. Черепанова «Свод дополнений и изменений к „Флоре СССР»“, вышедшей в 1973 г., впечатляющей обилием номенклатурных дополнений и изменений.

Первая часть пособия сравнительно небольшая — треть от общего объема, содержит разъяснения, советы и указания, краткие обзоры, списки важнейшей специальной литературы по тем или иным разделам систематики. Перечисление названий разделов даст представление, о чем идет речь: «Значение систематики растений и истоки номенклатуры» (с. 5—8), «Методы, используемые в систематике растений» (с. 8—21), «Понятие о виде» (с. 22—28), «Значение номенклатуры и затруднения, связанные с нею» (с. 28—29), «Правила описания новых таксонов и создание новых названий (комбинаций)» (с. 29—36), «Отвержение, изменение и сохранение названий таксонов» (с. 36—37), «Культурные растения» (с. 37—39), «Некоторые принципы классификации культурных растений» (с. 39—44), «Правила указания фамилий авторов после названий таксонов» (с. 44—47), «Правила цитирования литературных источников при названиях таксонов и употребления различных сокращений» (с. 47—51), «Ошибочные или неверные определения» (с. 51—52), «Использование предлогов „in“ и „ex“» (с. 52), «Типы и типификация» (с. 53—57), «Дихотомический ключ для определения растений» (с. 57—63), «Варианты составления алфавитных указателей» (с. 63—66), «Основные справочные источники и как ими пользоваться» (с. 67—72). По существу это один из вариантов плана основных этапов познания и изложения информации о таксоне.

Основу «Методических указаний» составляют многочисленные приложения, отобранные из руководств, приведенных в разделе «Основные справочные источники», а именно: «Условные знаки, применяющиеся (или применявшиеся) в важнейших сочинениях по систематике», «Условные обозначения для представителей крестоцветных», «Термины и слова, употребляемые в систематике растений», «Наиболее употребительные латинские сокращения, а также некоторые слова и выражения, применяемые в цитатах и текстах при описании растений», «Алфавитный перечень фамилий авторов, приводимых после названия таксонов», «Указатель международных сокращенных наименований (индексов) главнейших гербариев мира», «Латинско-русский словарь географических названий, часто встречающихся в сочинениях по ботанике» и некоторые другие.

Разумеется, перечисление разделов пособия не может с достаточной полнотой раскрыть его достоинства или недостатки. К разряду первых нужно отнести замысел сведения в одном пособии разнообразных материалов справочного характера, необходимых в практической деятельности систематика. Сам

замысел потребовал от составителя обстоятельного отбора материала, имея в виду его обширность и сложность изложения в доступной для понимания форме. Точно и полно отражены основные моменты систематики культурных растений (с. 39—44), доходчиво и исчерпывающе изложены положения о цитировании фамилий авторов и литературных источников при названиях таксонов (с. 44—51), важны и вполне обоснованы рекомендации как по использованию (с. 57—60), так и по составлению (с. 60—63) дихотомических ключей для определения растений. Хорошо составлены и ценны для практической работы систематика отдельные «Приложения», например «Наиболее употребительные латинские сокращения» (с. 77—89), «Адреса главнейших гербариев мира» (с. 139—151) (хотя не все адреса отечественных учреждений указаны достаточно точно), «Сокращенные названия главнейших ботанических периодических изданий» (с. 151—185).

Несмотря на краткость первой части пособия, важность ее трудно переоценить, особенно для начинающих систематиков. К сожалению, многое здесь вызывает либо досаду, либо недоумение. Уже в Предисловии пособия безапелляционно заявляется, что «ни в нашей стране, ни за рубежом не имеется подобных методических пособий по систематике растений, которые содержали хотя бы минимум фактических сведений и примеров, так необходимых исследователю» (с. 3). О том, что это не совсем так, видно из приводимых в конце разделов перечней рекомендуемой литературы, например Ч. Джеффри «Биологическая номенклатура» (1980), не говоря уж о всех изданиях «Международного кодекса ботанической номенклатуры». А то, что составитель рецензируемого пособия расширил рамки справочного аппарата того же «Кодекса», — особенность данного пособия, кстати, не освобождающая систематика от необходимости досконального изучения «Международного кодекса».

Стиль изложения материалов «Методических указаний» разный — от обзора, например, методов исследований, до учебно-методического (в случае описания дихотомического ключа), с массой повторений, которых можно было избежать. Внутривидовые таксономические категории перечислены на с. 26, 29, 43, терминологические обозначения типового материала — на с. 56 и 57, а также в разделе «Наиболее употребительные латинские сокращения», в разных разделах говорится об употреблении выражений «auct. non» и «ex» (с. 49—50 и 51—52).

Имеется множество неточных, противоречивых, неудачных, а то и вовсе ошибочных толкований. Так, вместо того чтобы определить номенклатуру как порядок образования и применения названий таксонов, приводится «корявая» фраза: «Номенклатура — присвоение названий таксонам в результате исследований над классификационной работой» (с. 28). По меньшей мере спорно и такое заключение составителя: «Прежде всего, намечая новый таксон, авторы должны дать ему название на латинском языке (эпитет)» (с. 31). Разве эпитет таксона — это то же самое, что и его название на латинском языке или «слово или название, присваемое таксону» (с. 77)? Ошибочно сказано, что типом рода является вид (с. 31): им, согласно последнему изданию «Международного кодекса» (International Code of Botanical Nomenclature. Utrect; Antwerpen, 1983), является гербарный экземпляр того вида, который прежде считался типовым. В этом же издании «Кодекса» узаконены все названия подразделений родов (независимо от основы) с окончаниями «-oides» и «-opsis», распространено правило автонимии на подразделения рода всех рангов. Все эти очень существенные изменения не учтены составителем пособия, несмотря на то что указанное издание «Кодекса» приводится в библиографическом списке (с. 68).

Неверно трактуется назначение консервации названий и списка «nomina conservanda», приводимого в «Кодексе»: «При описании нового вида необходимо брать законное родовое название из прилагаемого к „Кодексу“ списка названий родов, подлежащих сохранению» (с. 32); «Консервация — процедура, с помощью которой становится возможным использование названия. Уклонение от этой процедуры противоречит положению кодекса» (с. 75). Прочитав эти высказывания, можно подумать, что консервируемые названия — это вообще все правильные названия! Но в противоречие этому уже на следующей странице консервируемые названия правильно определены как названия, «использование

которых официально разрешено, несмотря на то что они противоречат одному или нескольким положениям кодекса» (с. 76).

При описании нового таксона необязательно приведение русского перевода латинского протолога (с. 33, 34) — это лишь требование редакций некоторых, но не всех журналов. Неудачно выражение «внутривидовые эпитеты описываются» (с. 34) — описываются, конечно, таксоны. В нескольких местах пособия составитель пренебрег различиями важных понятий: эффективное, действительное обнародование и законность. При этом эффективное обнародование ошибочно отождествляется то с действительным обнародованием, то с законностью: «Чтобы название нового таксона было законным, необходимо его обнародование сделать эффективным и действительным» (с. 30); «Новая комбинация, осуществленная на незаконном базиониме, т. е. неэффективно обнародованном, является незаконной» (с. 35); «Если исследователь желает процитировать неэффективно обнародованные таксоны. . ., то в конце цитаты обязательны какие-либо из следующих обозначений: nom. illeg, nom. nud., sine typo, nom. praeoccup» (с. 51).

На с. 51 утверждается, что Томас ошибочно дал новому виду имеющее более ранний омоним название Ulmus racemosa Thomas, 1831 из-за того, что он не посмотрел «Index Kewensis», первый выпуск которого издан в 1893 г.! Неточно утверждение о том, что тип — это экземпляр, по которому составляется диагноз нового таксона (с. 54): последний, разумеется, может быть составлен по признакам нескольких и даже многих экземпляров. Неверно истолкован термин «котип» (с. 55): он может обозначать что угодно из первоначального материала, но необязательно паратип. Неточно определение автентичных экземпляров как соответствующих подлиннику, основанных на первоисточнике (с. 55): к автентикам относятся все экземпляры, определенные автором названия, независимо от их приведения в протологе или соответствия ему. Не является исчерпывающим определение базионима (с. 75): он необязательно имеет тот же эпитет, что и правильное название (если последнее есть nomen novum). В определении излишнего названия упущено решающее обстоятельство — то, что это название включает не просто тип другого названия, а тип названия того же ранга (с. 75, 76).

Глава «Понятие о виде» очень слаба, слишком фрагментарна. В изложении истории вопроса есть фактические ошибки, например Д. Рею приписывается не то, что он сделал. Напрасно составитель пособия дает определения внутривидовых таксонов (с. 26): такие попытки заранее обречены на неудачу, так как нет никаких критериев этих таксонов, о чем, кстати, сказано в самом же пособии ниже (с. 28). Мы не можем приветствовать попытки определить понятие «таксон» иначе, чем оно трактуется в «Кодексе» (с. 29): общим свойством таксонов у всех систематиков во все времена является лишь то, что это группы каких-либо рангов.

В отдельных местах пособия составитель говорит в действительности не о том или лишь отчасти о том, о чем намеревается сказать. Так, при обсуждении препятствий к созданию новой комбинации они перечислены далеко не все, зато неуместно рассматриваются не являющиеся новыми комбинациями построения (пункты 2 и 3, с. 35). В разделе «Отвержение, изменение и сохранение названий таксонов» говорится только о некоторых изменениях названий по номенклатурным и таксономическим причинам, а условия отвержения не рассматриваются.

Назначение раздела «Что такое „Свод дополнений и изменений к Флоре СССР“» (с. 70—72) неясно. Вряд ли нужен столь подробный раздел об алфавитных указателях (с. 63—66) — все изложенное в нем слишком просто и очевидно. Терминологический словарь (с. 75—77) очень неполон, в таком виде его, вероятно, не следовало приводить. Неясно, по какому принципу отобраны авторы для «Алфавитного перечня фамилий авторов, приводимых после названий таксонов» (с. 90—137). Почему, например, из современных отечественных исследователей в перечне есть фамилии Е. В. Клюйкова, Ю. В. Барановой, М. Г. Васильевой, но нет фамилий В. Н. Тихомирова, А. Г. Еленевского, И. А. Губанова, С. С. Иконникова, А. П. Хохрякова? Совершенно не уделено внимания одному из основных видов работы систематика — работе с гербарием, правилам пользования им, этике гербарной работы.

Книга плохо вычитана, и поэтому пропущены знаки умножения перед гибриднородовыми названиями (с. 31), написано «с цитируемым образом» вместо «с цитируемым образцом» (с. 74), «свой» вместо «свод» (с. 75), «в сочинения» вместо «в сочинениях» (с. 186); есть и другие неточности, опечатки.

Сопоставление достоинств и недостатков рецензируемых «Методических указаний» приводит к выводу, что лишь отдельные его разделы главным образом в «Приложениях» могут использоваться в практической работе систематиков. К другим же, особенно к тем, которые касаются ботанической номенклатуры, начинающим исследователям лучше вообще не обращаться, чтобы не получить неточных или заведомо ошибочных сведений. Изложение любых вопросов ботанической номенклатуры требует предельной точности и глубокого осмысливания каждой формулировки, каждого слова, чем, к сожалению, «Методические указания» не отличаются.

Е. Б. Алексеев, В. С. Новиков.

Московский государственный университет,
Ботанический сад.

Получено 26 III 1987.

УДК 019.941.002 : 561

Бот. журн., т. 72, № 1

С. В. Мейен. Основы палеоботаники: Справочное руководство. — М.: Недра, 1987. 403 с. Т. 3500 экз. Ц. 1 р. 90 к.

A. V. GOMANKOV, M. P. DOLUDENKO, E. L. LEBEDEV. *S. V. MEYEN.* PRINCIPLES OF PALAEOBOTANY. A MANUAL. 1987

Издательство «Недра» выпустило в свет в серии «Справочник специалиста» книгу С. В. Мейена «Основы палеоботаники». Последние обобщающие сводки по палеоботанике на русском языке — учебник А. Н. Криштофовича (1957) и 2 тома «Основ палеонтологии» (1963), посвященные ископаемым растениям, вышли около 25 лет назад и успели существенно устареть. Дело в том, что начиная примерно с 70-х годов палеоботаника переживает своеобразный методический бум. Широкое внедрение получили более совершенная оптика (включая и электронную), новые физические и химические методы препарирования, метод ионного травления, что открывает новые перспективы для углубленного познания морфологии и анатомии вымерших растений. Естественно, что такое техническое перевооружение весьма значительно отразилось на многих разделах палеоботаники, и наши представления как о систематике и филогении растений, так и о флорогенезе существенно расширились и углубились, а в ряде аспектов претерпели весьма радикальную перестройку. Все это вызывало настоятельную необходимость творческого обобщения полученных за последние десятилетия новых данных.

Вместе с тем общий процесс дифференциации науки затронул и палеоботанику, а при постоянном усложнении применяемых методов и решаемых проблем отдельному специалисту становится труднее следить за все нарастающим потоком палеоботанической информации. В этих условиях систематическое и полное изложение всей палеоботаники, выполненное с учетом новейших достижений, имеет неоспоримое значение как для самих палеоботаников, так и для тех, кто интересуется этой наукой как «смежной дисциплиной»: необотаников, специалистов по теории эволюции, стратиграфов, палеоклиматологов, тектонистов и т. д.

Мейен давно известен как крупнейший палеоботаник и специалист по позднепалеозойским растениям и флорам. Достаточно назвать такие его достижения, как расшифровку общей филогении голосеменных и построение на ее основе новой оригинальной системы этой группы, выяснение первостепенной важности для филогении и систематики анатомии семян и ключевой роли таких прежде

малоизвестных групп, как трихопитиевые и дикранофилловые, гипотезу происхождения покрытосеменных от беннеттитовых путем гамогетеротопии (переноса признаков с пола на пол), построение первых флорогенетических деревьев и теорию фитоспрединга (смещение надродовых таксонов в ходе их эволюции из низких широт в высокие), чтобы оценить вклад собственных исследований Мейена в формирование той общей картины современной палеоботаники, которая представлена в его книге.

Рассматриваемая работа состоит из 5 глав, заметно отличающихся друг от друга по объему. В первой главе в сжатом виде, но достаточно полно рассказывается о формах сохранности ископаемых растений, а также о всех тех методах исследований (как традиционных, так и возникших в самое последнее время), которые применяются к той или иной форме сохранности.

Вторая глава, самая значительная по объему и занимающая большую часть книги, посвящена изложению систематики ископаемых растений, начиная с бактерий и кончая покрытосеменными. Детальность изложения определялась значением ископаемого материала для общей морфологии и систематики конкретной группы. Поэтому описание тех групп, систематика которых основана преимущественно на данных о современных представителях (низшие растения и покрытосеменные), приведено в сокращенном виде. Как упоминалось, система высших споровых и голосеменных растений построена в значительной мере самим автором книги. При первом взгляде на эту систему некоторые черты ее кажутся необычными, например отсутствие такой группы, как птеридоспермы, отделение эфедровых от гнетовых и вельвичиевых, отделение гинкговых от хвойных и кордаитов и сближение их с пельтаспермовыми. Непривычными кажутся и новые названия, применяемые к традиционно выделяемым группам (бовманитовые вместо сфенофиллов, арбериевые вместо глоссоптерид, лептостробовые вместо чекановскиевых и др.). Однако при внимательном анализе оказывается, что в каждом конкретном случае и таксономическое, и номенклатурное решения, принимаемые автором, аргументированы филогенетически так, что вся система в целом оказывается вполне соответствующей филогении высших растений, обоснованной в книге (строго монофилетичной). Что касается новых названий ряда таксонов, переименованных с соответствующими пояснениями, то их введение обусловлено стремлением автора основать систему на строении органов размножения, в наименьшей степени, как показывают данные палеоботаники, подверженных параллелизму и конвергенции. Весь предшествующий палеоботанический опыт свидетельствует о том, что только такой подход может спасти систематику ископаемых растений от неразрешимых номенклатурных противоречий. В работе используется предложенный автором термин «сателлитный род», который условно сближается с каким-либо надродовым таксоном в информационно-поисковых целях. При этом разные виды некоторых сателлитных родов могут принадлежать разным семействам, порядкам и даже отделам (*Sphenopteris*).

При описании покрытосеменных заметное влияние уделяется древним цветковым и вопросам их происхождения. При установлении возможных предков покрытосеменных проводился анализ ряда признаков семян голосеменных. Выяснилось, что существуют признаки, устойчивые в эволюции семян, в каждой из крупных групп голосеменных. Это, к сожалению, не учитывалось некоторыми зарубежными палеоботаниками, критиковавшими предложенный Мейеном способ построения схемы эволюции голосеменных. Автором была выдвинута гипотеза происхождения покрытосеменных от беннеттитовых путем гамогетеротопии. Отмечается, что большинство меловых покрытосеменных, видимо, принадлежало вымершим порядкам и семействам, которые, как считал автор, еще предстоит выделить. Для этого необходимо дальнейшее изучение палеоботанического материала, значение которого для филогенетики покрытосеменных пока еще недооценивается в отечественной палеоботанике.

В третьей главе излагаются основы палеопалинологии, причем дается полное освещение всех вопросов, связанных с ископаемыми спорами и пыльцой, за исключением, может быть, их конкретной систематики, изложенной в специальных руководствах.

В четвертой главе речь идет об эпидермальном анализе. Может возникнуть вопрос, почему именно этот метод выделен из всего анатомического арсенала палеоботаники? Ответ на него заключается в существовании такого палеоботанического объекта, как дисперсные кутикулы, не менее специфичного и, видимо, столь же информативного, как и дисперсные миоспоры. Хотя эпидермально-кутикулярные исследования являются одним из старейших анатомических методов палеоботаники, систематические исследования дисперсных кутикул до сих пор почти не проводились. Это в значительной степени дело будущего, а именно в будущее ориентирована четвертая глава книги.

Пятая глава, также довольно значительная по объему, посвящена палеофлористике, которая по свидетельству самого автора как бы венчает все здание палеоботаники, синтезируя в себе данные всех других ее разделов. В главе освещены как методы палеофлористики, так и ее конкретные результаты: подробно описывается эволюция наземных флор земного шара, начиная с силура; рассматриваются вопросы становления наземной растительности и основные черты флорогенеза, вопросы перехода флор от палеофита к мезофиту и от мезофита к кайнофиту. Многие вопросы палеофлористики решены с точки зрения мобилистских концепций. Раздел, посвященный флористике кайнозойских флор, написал М. А. Ахметьев. Этот раздел чрезвычайно важен, потому что является первой сводкой по кайнозойским флорам мира, сопровождаемой двумя достаточно детальными картами районирования.

Оценивая книгу в целом, следует отметить одно ее преимущество по сравнению с предшествующими руководствами, выходившими на русском языке, а также с современными зарубежными сводками, например учебником Т. Тейлора, опубликованным в 1981 г. в США, характеризующимися своеобразным «палеоботаническим еврамероцентризмом». Поскольку ископаемые флоры Западной Европы (и Северной Америки) начали изучаться раньше других флор и к настоящему времени лучше изучены, то теоретические обобщения любого ранга до сих пор основывались в первую очередь на данных изучения этих флор. Сведения же о растениях из других областей привлекались в основном лишь в виде иллюстраций, а не источников тех или иных теоретических построений. Этого нельзя сказать о книге Мейена, который хорошо ориентируется во флорах всего земного шара и строит теоретические выводы без выборочного подхода, исходя из имеющихся по этим флорам данным. Отсюда естественно, что он приходит к новым нетрадиционным представлениям по вопросам эволюции хвойных, климатов позднего палеозоя, перехода от палеофита к мезофиту и многим другим.

Особо необходимо сказать об иллюстрациях в справочном пособии. Все они выполнены самим автором и отличаются высоким техническим уровнем исполнения, сочетающим в себе точность, наглядность и эстетическую выразительность.

Можно только пожалеть о существовании (неизвестно на чем основанного) правила издательства «Недра», не допускающего, чтобы список цитированной литературы превышал 50 названий. Из-за этого правила автору пришлось ссылаться только на самые общие обзоры и сводки, а в остальных случаях довольствоваться просто упоминанием фамилии того или иного исследователя. А ведь одна из основных функций всякого справочника как раз и заключается в том, чтобы отсылать читателя к источникам, где интересующие его вопросы рассматриваются более подробно.

Выбор системы в палеоботанических сводках всегда является достаточно сложным делом. Своеобразие и оригинальность, предложенной Мейеном системы объясняются тем, что она построена, как отмечалось, на палеоботанических данных, как бы «снизу». Одновременно существует ряд систем, построенных с позиций необотаники. Указанные различия в подходе к построению этих систем (палеоботаническом в первом случае и необотаническом — во втором) и обусловили определенное расхождение между ними. Подобное положение, видимо, привлечет внимание многих исследователей к данной проблеме, вызовет оживленную дискуссию, что, с нашей точки зрения, окажет большую пользу как необотанике, так и палеоботанике в целом.

В заключение укажем, что книга написана профессионалом-палеоботаником, известным специалистом по теории эволюции, учитывающим многие философские аспекты затронутых проблем. Все это делает работу ценной не только с позиций информативности, но и с точки зрения методологического подхода в этой области естественных наук.

Когда рецензия была уже написана и подготовлена к отправке в редакцию «Ботанического журнала», пришла скорбная весть о безвременной кончине С. В. Мейена — автора книги «Основы палеоботаники». Одновременно с выходом в свет в нашей стране эта книга была опубликована в Великобритании (Fundamentals of palaeobotany. London; New York: Chapman and Hall, 1987. 432 p.). Предисловие написано известным палеоботаником, членом Королевского общества, профессором У. Чалонером.

А. В. Гоманьков, М. П. Долуденко, Е. Л. Лебедев.

Геологический институт АН СССР, Москва.

Получено 25 IV 1987.

УДК 581.9 : 502.72 (477)

Бот. журн., т. 72, № 12

Т. Л. Андриенко, С. Ю. Попович, Ю. Р. Шеляг-Сосонко. Полесский государственный заповедник. Растительный мир. — Киев.: Наук. думка, 1986. 203 с. Т. 1300 экз. Ц. 2 р. 40 к.

A. I. KUZMICHEV. *T. L. ANDRIYENKO, S. Yu. POPOVICH, Yu. R. SHELYAG-SOSONKO.* POLESSKY STATE RESERVATION. PLANT WORLD. 1986

Институт ботаники АН УССР издает серию книг о флоре и растительности заповедных территорий республики. Рецензируемая работа посвящена Полесскому государственному заповеднику. История его создания заслуживает внимания. Длительное время украинские ботаники отстаивали идею заповедывания примечательного в ботанико-географическом отношении Овручско-Словечанского кряжа, которая до настоящего времени так и осталась нереализованной. В какой-то мере она была компенсирована организацией в 1968 г. Полесского государственного заповедника, расположенного на севере Украины на границе с Белоруссией. Ботанико-географически эта территория менее интересна, чем Овручско-Словечанский кряж. Первые годы заповедник существовал номинально и не имел соответствующего штата научных и хозяйственно-административных работников. Исследования проводились преимущественно Институтом ботаники АН УССР, по материалам которого и написана рецензируемая работа.

В книге описаны и анализируются состав флоры (мхи, сосудистые растения) и растительность заповедника. В вводных разделах охарактеризованы природные условия, история ботанических исследований. Рассмотрены смены растительности, вопросы охраны. Приведен «Конспект» флоры. Список использованной литературы включает 208 работ. Книга иллюстрирована цветными фотографиями, схемами и таблицами. Обсуждаемые вопросы авторы в большинстве рассматривают с широких ботанико-географических позиций, что представляется вполне положительным и усиливает интерес к данной работе.

Однако мы вынуждены начать обсуждение книги не с ее содержания, а с недостатков редакторского плана, снижающих ее ценность и тем самым сужающих круг исследователей, которые могли бы ввести ее в научный обиход.

В сравнительно небольшой по объему книге одна и та же мысль повторяется по нескольку раз, причем — в разночтениях, что ставит читателя в трудное положение. На с. 49 сказано: «Бедность почв определила формирование сухо-

дольных луговых ценозов, площадь которых составляет 1.5—2.0 % общей площади заповедника». Далее, на с. 78 говорится следующее: «На территории заповедника луговая растительность имеет ограниченное распространение и занимает не более 1 % площади. Среди естественных лугов преобладают материковые, представленные суходольными лугами. Наибольшие площади занимают луга, образовавшиеся на месте осушенных болот». Еще раньше, без указания площадей, авторы пишут, что луга «расположены в поймах рек Словечны, Желони, Ясенца, Уборти. Преобладают болотистые (остроосоковые) и настоящие (тонкополевицевые, луговомятликовые) луга» (с. 15). Книга написана несколькими авторами. Очевидно, им и надо было эти и другие моменты привести в соответствие. По крайней мере на подобные несогласования должны были обратить внимание ответственный редактор и официальные рецензенты рукописи.

Рассмотрим содержание книги. В разделе «История изучения» (с. 4—7) подробно охарактеризованы ранее вышедшие работы по флоре и растительности района исследований. Авторы стремились рассмотреть этот вопрос на общем фоне изучения флоры и растительности всего Украинского Полесья. Достаточно полно описаны природные условия заповедника.

В разделе о флоре сосудистых растений (с. 16—47) приводится довольно подробный ее систематический, географический и экологический анализ. Все это основывается на тщательном изучении флоры, в чем сильная сторона украинских геоботаников. Здесь же содержится и ряд дискуссионных моментов, на которые мы и хотели бы обратить внимание. Речь идет о теоретических представлениях в отношении флоры. Начнем с базисного определения флоры, под которой авторы подразумевают «сложную интеграционную автоаллохтонную систему, имеющую свое происхождение, определенную структуру и функцию и проходящую определенные этапы развития. Внутренняя организация флоры обусловлена межпопуляционными отношениями, внешняя — общностью территории и сходством экологии» (с. 16). Далее: «Элементами ее (флоры. — *Рец.*) выступают местные популяции . . . Взаимодействие видов между собой и их взаимоотношения с внешней средой и обусловливают набор популяций той или иной флоры. То, что этот набор не является произвольным, — подтверждают многочисленные исследования структуры флор, проведенные в последние годы». Еще одно определение: «. . . флора представляет собой не просто совокупность видов растений определенной территории, а сложную многофакторную систему с невысоким уровнем целостности. Элементы, составляющие эту систему, не обладают жесткими структурами (связями), легко выпадают из системы, не самозаменяются и имеют, скорее, вероятностный характер» (с. 23—24). Аналогичные определения можно найти и в других работах о заповедниках Украины. Процитируем одно из них, на которое обратили внимание, по-видимому, многие читатели: «Флора представляет абстрактное понятие, которое в наиболее обобщенном виде отражает одну из сущностных сторон непрерывной ткани растений различной степени сгущения, образующих фитострому Земли» (Шеляг-Сосонко и др., 1985 : 22).

Вводимые в определение флоры термины «растительность», «популяции», «системы», «фитострома» и другие отражают реальные природные явления, которые изучаются конкретными науками. В данном случае авторы, как нам представляется, необоснованно расширяют понятие флоры и тем самым делают его расплывчатым и неопределенным. Разумеется, дальнейшее развитие флористики, ботанической географии невозможно рассматривать вне синтеза с другими науками, но их подходы и методы не могут заменить подходов и методов флористики, у которой собственные цели и задачи.

Право исследователя придерживаться любых взглядов и подходов, но если они не согласуются с традиционными, то должны быть обоснованы логически или фактическим материалом. Этого в книге нет, и по существу вся употребляемая авторами терминология представляет простую замену привычных, устоявшихся терминов, от которой флористика вряд ли приобретает новое. В этом смысле особенно показательно введение в определение флоры понятия популяции. С точки зрения ботанической географии в обобщенном смысле последние отражают жизнь вида и на сегодняшний день фиксируют картину его внутрен-

ней дифференциации под влиянием изменения природной обстановки, на которую накладывается антропогенный фактор, что также следует принимать во внимание. В границах какой-либо флоры вид состоит из многих популяций, выделение которых представляет далеко не простую задачу хотя бы для ограниченного числа так называемых проявляющих. Во всяком случае, во флористике единицей учета является вид, географическая раса, чему следуют и сами авторы. Если обратиться к «Конспекту» флоры, то сразу можно убедиться, что авторы в действительности оперируют видами, причем нередко в широком смысле, как например в случае с *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim., включая в последний и распространенный в заповеднике *F. denudata* (Presl) Fritsch.

Аналогичное замечание можно сделать и в отношении термина «система». Если авторы хотели показать, что флора представляет систему, то, очевидно, надо было рассмотреть те свойства и особенности флоры, которые присущи системам. Наконец, так называемые структуры флоры, по поводу которых авторы делают довольно странное заключение, что «любая работа по флоре определенной территории без сколько-нибудь полного анализа ее структуры сейчас считается неполной, малоинформативной и недостаточной для развития сравнительной флористики» (с. 17). Следует заметить, что если структуру флоры понимать в том смысле, как она реализована самими же авторами на конкретном материале заповедника, то это самый обычный ботанико-географический анализ, давно вошедший в практику флористов.

Систематический состав флоры заповедника приведен достаточно подробно и четко. Довольно интересно подан географический анализ. Ему предшествует разбор существующих классификаций географических элементов. Авторы отмечают непоследовательность исследователей, когда к региональному или зональному принципу примешивается генетический. Подробно охарактеризована бриофлора заповедника. Этот раздел написан Л. Я. Партыкой, которая не включена в число основных авторов.

Наибольшее внимание в рецензируемой книге уделено растительности заповедника (с. 48—86). Значительный интерес представляет описание геоботанического профиля, проходящего в направлении с запада на восток, длиной около 17 км. Он дает понятие о закономерностях распределения растительности, дополненное данными о территориальном размещении основных формаций по всему контуру заповедника.

Большой раздел посвящен динамике растительности (с. 87—133). Своеобразный бум в фитоценологии в изучении естественных и антропогенных смен растительности коснулся и украинских геоботаников. Однако он не всегда сопровождается качественной стороной, под которой в данном случае мы подразумеваем выявление и изучение самого механизма смен, для чего необходимы многолетние стационарные работы и надежные опорные данные предшествующих исследователей. Недостаток подобных материалов приводит к повторению общеизвестного, что частично можно отнести и к рецензируемой книге. Например, стоило детальнее рассмотреть зарастание водоемов. Для осушительных каналов необходимо принимать во внимание такой фактор, как заплывание берегов. Обобщенный сукцессионный ряд для подобных искусственных экотопов, согласно авторам, завершается эвтрофным травяным болотом, что как-то непривычно воспринимается, так как болото — это еще и ландшафтное понятие. Для полноты картины необходимо обратить внимание на соответствие растительности заросших каналов характеру окружающей болотной растительности, что принято в соответствующих работах. Основной недостаток, как нам кажется, состоит в том, что из всех рассмотренных смен авторы не акцентировали внимание на главных, определяющих для заповедника.

Тенденции изменения растительности рассматриваются в разделе «Вопросы оптимизации растительного мира заповедника» (с. 134—150). Выводы авторов основываются на общеизвестных и многократно фиксируемых данных, и замечаний по существу у нас нет. Однако некоторые моменты изложены нечетко. Непонятно трактуется влияние сенокошения на болотную растительность. На с. 135 говорится, что она должна сохраниться в существующем состоянии при периодическом выкашивании. Но это утверждение не согласуется с другим, на с. 147, что вопросы целесообразности проведения сенокошения на бо-

лотах охраняемых объектов Украинского Полесья остались нерешенными. «Правда, — сказано далее, — предложен режим охраны мезотрофных и олигомезотрофных болот», после чего читатель отсылается к тезисам авторов. Неясно и с лугами. Даже при тех противоречивых данных о их площадях ясно, что лугов в заповеднике действительно мало. Однако на с. 148 говорится, что «для частичного повышения ценотической репрезентативности заповедника необходимо поддержать ту оптимальную площадь лугов, которая уже образовалась. . . Поэтому считаем нужным поддерживать оптимальные отношения между лесом и лугом, применяя для этого ежегодное выкашивание, в т. ч. на участке с абсолютно заповедным режимом». Во-первых, исходя из каких данных существующую площадь лугов авторы считают оптимальной? Во всяком случае, ее надо как-то обосновать, например по аналогии с оптимальной лесистостью, оптимальной заболоченностью, что представило бы не только научный, но и хозяйственный интерес. Во-вторых, непонятно, почему на участке с абсолютно заповедным режимом предлагается сенокошение. Авторы противоречат и сами себе, и тому, что давно сложилось в теории и практике природоохранного дела. На с. 170 они пишут: «В зоне абсолютной заповедности исключается всякого рода антропогенная деятельность, кроме работ, связанных с проведением научных исследований».

Большое внимание в книге уделено реорганизации территории заповедника. Авторы предлагают изменить конфигурацию последнего и исключить ряд участков, подверженных интенсивному антропогенному воздействию; с целью повышения ценотической и флористической репрезентативности заповедника организовать ряд филиалов, в том числе и на Словечанско-Овручском кряже. Подробно авторы останавливаются на зонировании Полесского заповедника, для которого они предлагают статус биосферного.

Охрана растительного мира заповедника рассматривается в нескольких разделах. Материал по редким видам подан в конце раздела о флоре заповедника (с. 41—48). Выделено 39 редких видов, разделенных на 4 категории. К первой категории (очень редкие виды) относится 3 вида, ко второй (редкие виды) — 12, к третьей (сравнительно редкие) — 11. К четвертой группе (малораспространенные на Украинском Полесье) относится 13 видов. Приводится ботанико-географический анализ большинства редких видов. Это же сделано для мхов, лишайников и некоторых групп водорослей. Рассмотрены редкие растительные сообщества. К сожалению, авторы не сочли целесообразным более подробно и обстоятельно остановиться на принципах их выделения, отослав читателя (в который раз!) к тезисам. Очень интересный (в равной степени и спорный) вопрос о репатриации видов рассматривается в разделе об оптимизации растительного мира заповедника (с. 149—150). Авторы предлагают репатриировать *Pedicularis sceptrum-carolinum* L., *Gymnocarpium dryopteris* (L.) Newm., *Trapa natans* L. и относительно двух первых пишут, что они могут быть успешно репатриированы в соответствующие экотопы. Однако это утверждение не подкреплено экспериментально. У рецензента большие сомнения относительно репатриации *Gymnocarpium dryopteris* в пойменный тип дубравы или на участки с выходами кристаллических пород. Этот бореальный папоротник представляет характерный компонент темнохвойных лесов таежной зоны, с которыми он связан филоценогенетически. И возможный район репатриации представляет не Полесский заповедник, а, скорее, фрагменты еловых лесов, распространенные на Украинском Полесье. Это замечания принципиального характера. Если же ситуация в отношении предлагаемых видов угрожающая, то их необходимо безотлагательно репатриировать с последующими наблюдениями.

Книгу завершает «Конспект» флоры высших растений Полесского заповедника, куда вошли мохообразные и сосудистые растения (соответственно 139 и 602 вида). Для каждого из них приводятся характеристика встречаемости, краткие экологические и фитоценотические данные, биоморфологические особенности. «Конспект» был бы более информативным и ценным, если бы авторы показали ценотические позиции видов на исследованной территории. Вряд ли стоило популяризовать полезные свойства растений, в том числе и редких.

Подведем итоги обсуждения. Ценность рецензируемой книги, с точки зрения инвентаризационного описания флоры и растительности заповедной территории, несомненна. Приводимый фактический материал может быть опорным в дальнейших исследованиях. В этом отношении книге суждена долгая жизнь.

ЛИТЕРАТУРА

Шеляг-Сосонко Ю. Р., *Дидух Я. П.*, *Молчанов С. Ф.* Государственный заповедник «Мыс Мартьян». Киев: Наук. думка, 1985. 256 с.

А. И. Кузьмичев.

Институт биологии внутренних вод АН СССР, пос. Борок Ярославской обл.

Получено 12 II 1987.

УДК 019.941 : 002.01 : 582.26 Бот. журн., т. 72, № 12

З. И. Ветрова. Эвгленофитовые водоросли (1). Флора водорослей континентальных водоемов. Вып. 1. Ч. 1. — Киев: Наук. думка, 1986. 348 с. Т. 1000 экз. Ц. 1 р. 90 к.

A. M. MATVIENKO. *Z. I. VETROVA*. EUGLENOPHYTA (1). ALGAL FLORA OF CONTINENTAL RESERVOIRES. ISSUE 1. PART 1. 1986

Рецензируемая книга — это первый выпуск планируемой к изданию Институтом ботаники АН УССР многотомной «Флоры водорослей континентальных водоемов Украинской ССР». Основанием для подобного издания явилась большая работа нескольких поколений украинских альгологов. В результате этих исследований территория Украины в альгологическом отношении оказалась наиболее изученной частью Советского Союза. Именно это обстоятельство позволило альгологам Украины осуществить публикацию на украинском языке серии «Определителей», посвященных различным систематическим группам водорослей. В этой большой многолетней работе значительную роль сыграли и соответствующие выпуски издаваемых Ботаническим институтом АН СССР «Определителей пресноводных водорослей СССР» и «Флоры споровых растений СССР», авторы которых такие крупные альгологи, как А. А. Еленкин, М. М. Голлербах, Е. К. Косинская, А. И. Прошкина-Лавренко, Т. Г. Попова и др.

Автор рецензируемого первого выпуска «Флоры» З. И. Ветрова отдала более 25 лет изучению этой сложной систематической группы. Ею опубликовано около 75 работ по данной группе, в том числе 2 монографии. Особенно ценными были ее публикации, посвященные критическому изучению малоизученных неокрашенных форм.

Многолетние исследования эвгленофитовых всей территории Украины позволили автору выявить их видовой состав, экологию, распространение и в числе первых приступить к написанию соответствующего выпуска планируемой «Флоры». Поэтому эвгленофитовые Украины, которые по предварительному плану должны были составить 3-й том «Флоры», увидели свет первыми (1-й выпуск).

По техническим причинам материал по эвгленофитовым Украины не может быть опубликован одной книгой и поэтому искусственно разделен на несколько выпусков. В рецензируемом выпуске в общей части дается характеристика отдела, в специальной — описываются представители родов *Eutreptia* Perty и *Distigma* Ehr. из семейства *Eutreptiaceae* и отдельные виды обширного рода *Trachelomonas* Ehr. из семейства *Euglenaceae*.

Общей части предшествуют Введение (с. 6—9) и таблица для определения отделов водорослей. Здесь обосновывается значение изучения эвгленофитовых, подчеркивается их роль в самоочищении природных и очистке сточных вод предприятий, указываются перспективы их использования в народном хозяй-

стве как источника получения белков, витаминов и других биологически активных веществ. Автор высказывает свои представления о виде, уточняет критерии разновидности и формы, затрагивает некоторые вопросы номенклатуры, поясняет принятый порядок описания видов. Во Введении даны две карты-схемы принятого автором физико-географического районирования УССР и СССР.

В таблице для определения отделов водорослей, которая составлена в соответствии с «Руководством для авторов „Флоры. . .“» (Кондратьева и др., 1984), приводится 12 отделов. К сожалению, в их число включен и весьма сомнительный, далеко не всеми альгологами признаваемый, отдел *Prochlorophyta*, базирующийся на единственном морском представителе, обнаруженном в сожительстве с асцидиями и несколько отличающемся по своим биохимическим показателям от других зеленых водорослей. Доказательством неправомерности включения отдела *Prochlorophyta* в таблицу для определения отделов водорослей, описываемых в планируемой к публикации «Флоре. . .», является и то, что типовой монотипный род этого отдела *Prochloron* Levin в континентальных водоемах Украинской ССР не встречается.

Вызывает недоумение и то обстоятельство, что на общем фоне четко выдержанного единообразия латинских названий отделов (*Cyanophyta*, *Euglenophyta*, *Dinophyta* и др.) для зеленых водорослей принято название *Chlorophycophyta*, предложенное в свое время Д. К. Зеровым (1972) для отдела, включающего, по его представлениям, все растительные организмы — от зеленых водорослей до покрытосеменных растений. Вызывает возражение и включение в состав отдела *Chlorophycophyta* харовых водорослей, которые достаточно обоснованно признаются многими систематиками в качестве самостоятельного отдела *Charophyta*.

В общей части книги (с. 13—104) дается исчерпывающая общая характеристика эвгленофитовых. Уникальными особенностями клеточной организации эвгленофитовых автор считает: особый тип митоза (эвгленомитоз); своеобразный для хлоропластов с хлорофиллом *a* и *b* тип организации ламеллярной системы; единственное, только им свойственное строение стигмы.

Весьма детально рассматривается строение клетки. Обстоятельно описано размножение. Анализируя имеющиеся в литературе сведения о наличии полового процесса, автор проявляет осторожность в оценке этих данных и считает (с нашей точки зрения — правильно), что они требуют дальнейшего подтверждения. Большое внимание уделено рассмотрению противоречивых литературных данных об особенностях деления ядер эвгленофитовых (эвгленоидный тип митоза). Излагаемый материал иллюстрируется многочисленными микрофотографиями и рисунками, заимствованными из работ разных авторов.

В общей части обсуждаются имеющиеся в литературе данные о химическом составе и биохимических особенностях представителей этой группы, приводится исчерпывающая характеристика экологических особенностей эвгленофитовых, разбираются закономерности их распределения в УССР. На современном методическом уровне проанализирован видовой состав эвгленофитовых различных ботанико-географических районов Украины, в пределах Украинского Полесья, Лесостепи, Степной зоны, Крыма и Украинских Карпат. Этот раздел общей части завершает табл. 27, иллюстрирующая систематический состав эвгленофитовых Украины, включающий 383 вида, 110 разновидностей и 64 формы.

В заключительных разделах общей части рассматриваются важные теоретические вопросы: о положении эвгленофитовых в системе живых организмов, об их филогенетических связях и направлениях эволюции. Обстоятельно обсуждается дискуссионный вопрос о том, где должны иметь «постоянную прописку» эвгленофитовые: в составе животного или растительного царства? Основываясь на результатах биохимических исследований последних лет, показавших различие в структуре ДНК у растительных и животных жгутиконосцев, автор приходит к окончательному и твердому убеждению в том, что эвгленофитовые, как и другие окрашенные жгутиконосцы, должны занять свое настоящее место в системе растительного мира. Высказывается предположение о том, что гипотетическими предками настоящих эвгленофитовых были очень

метаболичные эвгленообразные формы, эволюционное развитие которых шло в двух направлениях, приведших, с одной стороны, к становлению современных представителей порядка *Euglenales*, а с другой — к возникновению первичных голозойных форм, давших современных представителей порядка *Peranematales*. Эти достаточно обоснованные суждения автор воплотил в разработанную и предложенную им классификацию эвгленофитовых водорослей, которой и завершается общая часть выпуска.

Специальная часть построена по обычному для «Флор» типу. Она включает таблицы для определения таксонов всех рангов и описания этих таксонов. Для семейств и родов указываются соответственно типовые род и вид. Для каждого вида приводятся его латинское и русское названия, цитируется первоисточник описания вида, а также более важные, касающиеся этого вида и наиболее распространенных его синонимов литературные источники. Сразу же дается ссылка на рисунки вида. Морфологические описания достаточно полные. К сожалению, экология вида характеризуется весьма кратко и не выделяется в особую рубрику, несмотря на то что автор несомненно располагает более полными данными по этому вопросу. Большое внимание уделяется распространению видов в УССР, которое иллюстрируется точечными картами. Обстоятельно показано распространение их в СССР. Довольно полно дано и общее распространение.

Очень большую ценность представляют примечания ко всем описаниям видовых и многих внутривидовых таксонов. Примечания имеются и при таксонах высокого ранга. Рисунки, иллюстрирующие специальную часть, тщательно выполнены, четкие, крупные, многие из них являются оригинальными. Таблицы для определения таксонов всех рангов построены по дихотомическому принципу. Они хорошо составлены, однако ссылки на соответствующие страницы (за исключением родов семейства *Eutreptiaceae*, с. 108) отсутствуют, что, конечно, создает некоторые неудобства при работе с книгой. К сожалению, в данном выпуске «Флоры» сохранилась вредная практика взятия в скобки порядкового номера при видах, пока еще не найденных в УССР, что не способствует более тщательному изучению определяемого объекта, о чем мы уже писали ранее (Матвиенко, 1980, 1986). Однако именно такой способ обозначения не обнаруженных пока в альгофлоре УССР видов предусмотрен как обязательный в упоминавшемся выше «Руководстве для авторов. . .» (Кондратьева и др., 1984).

В качестве упрека автору следует отметить отсутствие единообразия в цитации первоисточников описания таксонов. Так, например, на с. 108 для рода *Eutreptia* Perty приводится полное название работы, а на с. 107 для семейства *Eutreptiaceae* Hollande дается только ссылка на периодическое издание (Archiv zool. exper. et gen., 83, 1942 : 168) без названия самой работы. Некоторые цитируемые в тексте важные литературные источники не попали в список литературы, например работа Perty (1852), цитируемая при роде *Eutreptia* (с. 108).

С учетом того, что рецензируемый выпуск, посвященный первой части отдела эвгленофитовых, является первой публикацией в серии планируемых выпусков «Флоры водорослей континентальных водоемов Украинской ССР», к нему должны быть предъявлены повышенные требования в отношении его структуры, последовательности изложения материала, тщательности редакционной работы при подготовке рукописи к печати, полиграфического оформления и прочего, ибо в целях однотипности всего издания этот выпуск должен служить образцом для авторов, готовящих к печати последующие выпуски «Флоры». В связи с этим хотелось бы сделать несколько замечаний, не имеющих прямого отношения к автору обработки эвгленофитовых.

В рецензируемом выпуске имеется Предисловие автора, касающееся лишь эвгленофитовых. В этом первом выпуске «Флоры» стоило бы дать и Предисловие редактора или руководителя Отдела альгологии Института ботаники АН УССР — учреждения, принявшего решение об издании «Флоры». Следовало определить задачи и перспективы осуществления этого издания, охарактеризовать его особенности как региональной «Флоры», теоретические позиции и практическую направленность издания в связи с проблемой охраны природы

и задачами рационального использования природных ресурсов, осветить другие теоретические и практические вопросы, связанные с подготовкой очередных выпусков. Опубликованное в свое время «Руководство для авторов. . .» (Кондратьева и др., 1984) не снимает необходимости в таком Предисловии.

В процессе подготовки последующих выпусков «Флоры», вероятно, надо пересмотреть и некоторые элементы редакционного и полиграфического оформления: устранить перегрузку печатного текста излишним применением жирного шрифта, сохранив его лишь для латинских и русских названий таксонов, упростить и сделать более удобным для последующей цитации оформление титульного листа; дать в таблицах для определения видов ссылки на страницы и убрать скобки при видах, не обнаруженных в УССР.

Научное содержание общей и специальной частей рецензируемого выпуска, полнота приводимых при каждом виде сведений, учет всех известных местонахождений видов и обширная библиография (в списке литературы 551 источник), в том числе 2 фундаментальные монографии автора по этой группе водорослей, свидетельствуют о том, что инвентаризацию флоры эвгленофитовых Украинской ССР можно считать завершенной. Совокупность опубликованных работ автора и анализ содержания данного выпуска «Флоры» убеждают в том, что в лице З. И. Ветровой мы имеем в настоящее время крупнейшего в Советском Союзе знатока эвгленофитовых.

В целом рецензируемый выпуск «Флоры» заслуживает самой высокой оценки. Мелкие погрешности, допущенные автором в оформлении работы, ни в коей мере не снижают ее достоинств.

Выход в свет первого выпуска «Флоры», посвященного эвгленофитовым, — это весомый вклад в развитие отечественной альгологии, первый уверенный шаг на пути реализации большой и ответственной задачи, которую взяли на себя украинские альгологи.

А. М. Матвиенко.

Харьковский государственный университет.

Получено 6 III 1987

УДК 019.941.002 : 57 (571.1/5) : 502.7 Бот. журн., т. 72, № 12

Биология растений Сибири, нуждающихся в охране. — Новосибирск: Наука, 1985. 158 с. Т. 2200 экз. Ц. 75 к.

Биологические особенности растений Сибири, нуждающихся в охране. — Новосибирск: Наука, 1986. 258 с. Т. 2150 экз. Ц. 1 р. 20 к.

V. I. MELNIK. (*A REVIEW*). BIOLOGY OF SIBERIAN PLANTS, NEEDING PROTECTION .1985
(*A. REVIEW*). BIOLOGICAL PECULIARITIES OF SIBERIAN PLANTS, NEEDING PROTECTION. 1986

Для разработки научных основ охраны редких видов необходимо углубленное, всестороннее монографическое изучение каждого из них. Для флоры Сибири такие данные приведены в рецензируемых сборниках, написанных группой сибирских, ленинградских и московских ботаников по программе «Биология нуждающихся в государственной охране растений Сибири».

В сборнике «Биология растений Сибири, нуждающихся в охране» содержится информация о сибирских эндемиках: весеннике сибирском *Schibateranthis sibirica*, лапчатке Толля *Potentilla tollii*, остролодочнике прицветковом *Oxytropis bracteata*, редовскии перистой *Redowskia sophiifolia*, терескене ленском *Ceratoides lenensis*, а также о центральноазиатских видах: касатике тигровом *Iris tigridia*, родиоле морозной *Rodiola algida*, родиоле перистой *R. pinnatifolia*; монголо-сибирском виде кандыке сибирском *Erytronium sibiricum*; восточноазиатском виде ширококолокольчике крупноцветном *Platicodon grandiflorus*; реликтовых евразиатских видах с дизъюнктивными ареалами: волчеягоднике алтайском *Daphne altaica* и родиоле розовой *Rhodiola rosea*. В сбор-

нике «Биологические особенности растений Сибири, нуждающихся в охране» описаны сибирские эндемики: бруннера сибирская *Brunnera sibirica*, ветреница байкальская *Anemonoides baicalensis*, полынь Мартьянова *Artemisia martjanovii*, рябинокизильник Позднякова *Sorbocotoneaster Pozdnjakovii*; центральноазиатские виды: гюльденштедтия однолистная *Gueldenstaedtia monophylla*, красиволук нереидоцветный *Calloscordum neriiflorum*; монголо-южносибирские виды: лук алтайский *Allium altaicum*, лук низкий *A. pumilum*; среднеазиатско-южносибирский вид рапонтик сафловидный *Rhaponticum carthamoides*; сибирско-дальневосточный вид лилия пенсильванская *Lilium pensylvanicum*; азиатский вид красноднев малый *Hemerocallis minor*; евросибирско-центральноазиатский вид пион уклоняющийся *Paeonia anomala*; евразийские виды: башмачок крупноцветковый *Cypripedium macranthon*, ятрышник шлемоносный *Orchis militaris*, лилия кудреватая *Lilium martagon*; голарктические виды: башмачок настоящий *Cypripedium calceolus*, башмачок пятнистый *C. guttatum*.

В обеих книгах приведены данные по номенклатуре, систематическом положении, внутривидовой систематике, географическом распространении, фитоценотических особенностях, морфологии, жизненных формах, онтогенезе, возрастном составе популяций, сезонном ритме развития, биологической продуктивности, способах размножения, консортивных связях, о происхождении, интродукции, хозяйственном значении, предпринятых и предлагаемых мероприятиях по охране отмеченных видов. Описания сопровождаются иллюстративным материалом: рисунками, фотографиями растений, картосхемами ареалов.

Авторам удалось критически осмыслить разрозненный, порой противоречивый материал и на основании собственных полевых исследований, значительно углубить научные представления о биологии ряда редких видов флоры Сибири. Особенно хотелось бы отметить научную новизну и практическую ценность полученных данных о консортивных связях между такими видами, как башмачок крупноцветковый, башмачок настоящий, бруннера сибирская, лилия кудреватая, с одной стороны, и микоризой — с другой.

Подводя итоги изучения каждого вида, авторы указывают также на малоизученные или совершенно неизученные вопросы их биологии, и в этом достоинство, а не недостаток рассматриваемых книг. Акцент на неизученных вопросах очень существен для последующих поколений исследователей. Так, ботаник, приступающий к изучению, например, волчеягодника алтайского, ознакомившись со статьей Н. С. Алянской о нем в рецензируемом сборнике, четко представит себе, что до сих пор не обоснованы критерии данного вида, не объяснены причины дизъюнкций в его ареале, не установлены эколого-ценотические закономерности его местообитаний, не изучены особенности онтогенеза, численность и возрастной состав популяций, и направит свои усилия на решение этих вопросов.

В качестве замечания следует отметить, что некоторые рубрики статей слабо насыщены фактическим материалом. Почти во всех из них, за исключением статей о родиоле розовой и терескене ленском (Биология растений. . ., 1985), о ветренице байкальской и полыни Мартьянова (Биологические особенности. . ., 1986), в рубрике «Экология» полностью отсутствует цифровой материал. Информацию, лишенную количественных показателей, вряд ли можно назвать экологической. При описании многих видов в этой рубрике повторяются сведения, приводимые ранее в других. Например, в статье Н. А. Полынцевой с соавторами «Башмачок крупноцветный» в рубрике «Фитоценотическая приуроченность и характеристика местообитаний» указано, что башмачок крупноцветный «бореально-лесной вид. Встречается на увлажненных лугах, особенно на известняках. Растение светлых лиственных и смешанных лесов. . . Произрастает в лесной и лесостепной зоне и в перелесках степных районов» (с. 8). В рубрике «Экология» отмечено: «Лесной мезофитный вид. Растет под пологом леса на сырых местах, по окраинам моховых (низинных) болот» (с. 11). Как видим, ничего качественно нового во второй рубрике по сравнению с первой нет.

Вызывает удивление то, что в рубрике «Экология» некоторые виды, в том числе и хорошо изученные в экологическом отношении, охарактеризованы

одним-двумя словами. Невзирая на то что экология лилии кудреватой изучена довольно фундаментально (Studia nad ekologia roślin. . ., 1985), в сборнике «Биологические особенности. . .» (1986) ее экология охарактеризована двумя словами: «лесной мезофит».

Имеется ряд фактических упущений. В статье Н. С. Алянской «Волчеягодник алтайский» распространение вида в европейской части ареала приведено по материалам нескольких устаревших обобщающих работ — М. И. Котова (1962) и Н. Ф. Маевского (1964) — и упущены статьи С. С. Смолко (1967), Б. А. Барановского и А. Ф. Колчанова (1983), специально посвященные этому вопросу. Здесь же М. В. Клокову ошибочно приписывается обработка семейства волчеягодниковых во «Флоре УССР», автором которой был М. И. Котов.

В статье А. В. Положий с соавторами «Родиола розовая», к сожалению, ничего не сказано о распространении вида в Карпатах и карпатский фрагмент ареала не отражен на картосхеме.

Вряд ли можно согласиться с Н. А. Полынцевой и другими в том, что у башмачка крупноцветного «генетически обусловлена низкая межвидовая конкуренция» (Биологические особенности. . ., 1986: 12). Наверное, не найдется ни одного вида, в котором были бы генетически заложены такие пагубные качества. А что касается башмачка крупноцветного, то непонятно, как он при своей генетически обусловленной «обреченности» сумел занять экологические ниши в широком диапазоне фитоценотических условий на необъятных просторах Голарктики. Очевидно, причина катастрофического уменьшения численности вида связана в первую очередь с неблагоприятным антропогенным воздействием.

Однако отмеченные недоработки не снижают значительный общий высокий научный уровень книг. Эти сборники открывают серию изданий, посвященных биологии редких видов сибирской флоры, и хочется пожелать сибирским ботаникам дальнейших успехов в деле изучения редких видов региона.

ЛИТЕРАТУРА

Барановський Б. О. Нове місцезнаходження третинного релікту Daphne sophia Kalen на Середньоросійській височині. — Україн. бот. журн., 1983, т. 40, № 1, с. 101—102. — *Котов М. І.* Родина Тимелейові — *Thymelaeaceae* Adans. — В кн.: Флора УРСР. Т. 7. Киев: Наук. думка, 1955, с. 382—388. — *Смолко С. С.* Третинний релікт вовчі ягоди Софії *Daphne sophia* Kalen. на Середньоросійській височині та його сучасне поширення. — Бот. журн. АН УРСР, 1967, т. 24, № 1, с. 69—74. — *Studia* nad ekologia roslin wyzszych z Dolnego Slaska. Czesc 1. Wroclaw: Wyd.-wo Un.-tu Wroclawskiego, 1985. 233 s.

В. И. Мельник.

Центральный республиканский ботанический сад АН УССР, Киев.

Получено 13 III 1987.

УДК 019.941.002 : 633.2.03 : 631.82

Бот. журн., т. 72, № 12

Реакция суходольного луга на минеральные удобрения Отв. ред. В. И. Василевич. — Л.: Наука, 1987. 156 с. Т. 1000 экз. Ц. 1 р. 70 к.

B. M. MIRKIN, N. M. MUST. (*A REVIEW*). REACTION OF DRY MEADOWS ON MINERAL FERTILIZERS. 1987

Рецензируемая коллективная монография написана группой фитоценологов Ботанического института им. В. Л. Комарова АН СССР по результатам экспериментов, которые в период 1972—1984 гг. проводились на территории научно-опытной станции «Отрадное» (Карельский перешеек). В числе авторов Ю. В. Титов, которым (частично в соавторстве) написана основная часть книги, а также В. Д. Друзина, В. П. Кириллова, В. Н. Макаревич. Основной задачей авторы считали изучение сущности процессов, происходящих в сообществе под влия-

нием удобрений, в первую очередь «изменения в системе взаимоотношений». Реакция сообщества оценивалась на трех уровнях — организменном, популяционном и фитоценотическом. При этом использовались следующие показатели: «на организменном уровне — ростовые реакции, особенности побегообразования, энергия кущения и отавность, особенность прохождения этапов онтогенеза, отношение к затенению и водоснабжению; на популяционном уровне — отношение к загущению, продуктивность урожая, эффективность использования минеральных удобрений, возрастная структура, возобновительный процесс; на ценотическом уровне — соотношение и значимость видов, общая продуктивность, вынос элементов питания травостоем и эффективность их использования, структура сообществ и их устойчивость при заданном режиме воздействия» (с. 4).

Такая программа должна оцениваться как весьма полная, хотя задачи изучения реакции на популяционном уровне сформулированы не вполне удачно: не указано, по каким признакам будут оцениваться отношение к загущению и эффективность использования минеральных удобрений. «П р о д у к т и в н о с т и у р о ж а я» (разрядка наша; явно неудачный новый термин. — *Б. М.*, *Н. М.*) в этом случае недостаточно, как и возрастного состава популяций. Из текста далее мы узнаем, что авторы изучали также характер дифференциации популяций по массе особей и числу побегов, хотя этот важный элемент демографического анализа использовался крайне редко, чаще состояние популяций характеризовалось лишь значениями средних.

Сильной стороной коллектива отраднинских исследователей является глубокое знание биоморфологии изучаемых видов, что позволило им детально характеризовать особенности онтогенеза растений при изменении напряженности фитоценотических отношений и разном агрофоне.

Особенности эколого-ценотической стратегии видов, имеющих важное хозяйственное значение для лугов лесной зоны (*Dactylis glomerata*, *Phleum pratense*, *Alopecurus pratensis*, *Festuca pratensis*, *Agrostis tenuis*, *Anthoxanthum odoratum*), изучались в условиях разреженных и загущенных одновидовых травостоев, смешанных посевов и в естественных сообществах. Кроме того, проводились эксперименты с пересадкой из питомника в дернину естественных лугов ювенильных и взрослых растений. Это позволило оценить пластичность стратегии изученных видов и соответственно различия между их фундаментальными и реализованными нишами в условиях разного обеспечения элементами минерального питания и освещенности. Такой многоступенчатый анализ поведения видов представляется уникальным не только для отечественной, но и для мировой фитоценологии.

Глава 1 «Характеристика объектов исследований» включает, кроме характеристики природных условий, также схему опыта, в составе которого 4 варианта с естественными сообществами — мелкозлаково-разнотравный луг на тяжелосуглинистой почве (контроль — $К_1$ и опыт — $N_{150-300}P_{90-180}$, $K_{120-240}$—O_1) и разнотравно-мелкозлаковый луг на супесчаной почве (контроль — $К_2$ и опыт — O_2, дозы удобрений те же), варианты с чистыми посадками в питомнике при площади питания 25×25 и 40×40 см (РП) и 5 моделей фитоценозов — загущенные одновидовые посевы (ЗП), двухвидовые травосмеси умеренной плотности (ДП), бобово-злаковая травосмесь на низком агрофоне (ТК) и то же на высоком агрофоне (ТО, $P_{90}K_{100}$—$N_{100}P_{90}K_{100}$), злаковая травосмесь на высоком агрофоне ($ТО^1$, $N_{100}P_{90}K_{100}$). Три последние модели продублированы на суглинистой и супесчаной почвах, что позволяет сопоставлять результаты с наблюдениями за реакцией популяций в естественных луговых фитоценозах. На вариантах $К_1$, $К_2$, ЗП и ДП скашивание однократное, на всех прочих двукратное.

В этой главе авторам следовало бы привести полные геоботанические описания изучаемых естественных сообществ на контроле и, кроме того, последовательно изложить методику сбора и обработки исходных данных так же, как это сделано для методов изучения изменения режимов среды (светового, влажности и минерального богатства почвы). Ни в этой главе, ни далее, к примеру, ничего не сказано о величине учетной площадки для определения ботанического состава и урожая в травосмесях (на с. 28 указано лишь число площадок — 8).

Неясно, сколько было взято моделей особей для построения распределений по числу и массе надземных побегов.

В главе 2 «Изменения естественных и сеяных лугов под влиянием удобрений» авторы приводят 7-летние данные о сукцессии ботанического состава и продуктивности двух травосмесей (бобово-злаковый состав — *Trifolium pratense*, *T. hybridum*, *Alopecurus pratensis*, *Dactylis glomerata*, *Phleum pratense*, *Festuca pratensis*; злаковый — *Phleum pratense*, *Festuca pratensis*, *Alopecurus pratensis*, *Dactylis glomerata*, *Poa pratensis*) и 5-летние данные для естественных травостоев, что вполне достаточно для выявления закономерностей наблюдаемых процессов. Авторы четко показали, что на низком агрофоне тренд сукцессии в травосмесях S-образный: на 3—4 году жизни видовое богатство сообществ несколько снижается под влиянием усиления культурных доминантов, а затем вследствие их онтогенетического старения и ослабления вновь увеличивается (41 → 26 → 40). На высоком агрофоне в ТО и TO_1 в течение всего срока наблюдения продолжалось усиление культурных доминантов и соответственно однонаправленное уменьшение видового богатства, основными вкладчиками в которой являются аборигенные травы, сужающие реализованные ниши в условиях богатых почв и даже «выталкиваемые» из сообщества культурными злаками (видовое богатство менялось в травосмесях соответственно, как 42 → 27 и 40 → 20).

Таким образом, авторы подтвердили выводы, полученные при аналогичных экспериментах в Коми и КАССР, о высокой устойчивости сеяных лугов при удобрении за счет конкурентного преимущества культурных злаков над аборигенными олиготрофными видами.

Также соответствуют литературе и выявленные процессы смены доминантов при удобрении естественных травостоев. За счет высоких доз удобрений (в первый год вносилось по 300 кг/га азота) процесс усиления ежи сборной и лисохвоста лугового происходит взрывообразно, они выходят на положение доминантов уже на следующий год после внесения удобрений. Аналогично быстро убывает и видовое богатство естественных сообществ, адаптированных к бедным почвам. Это еще одно подтверждение высокой эффективности поверхностного улучшения лугов лесной зоны с внесением удобрений. Повышение уровня почвенного плодородия вызывает усиление единично присутствующих в травостое мезофильных рыхлокустовых верховых злаков.

Интересны данные о влиянии удобрений на горизонтальную структуру луговых сообществ. Для большинства видов равномерное на контроле распределение переходит в контагиозное при удобрении, причем «канву» мозаичности за счет создания неоднородностей фитоценотического режима формирует ежа сборная.

В главе 3 «Реакция компонентов лугового фитоценоза на минеральные удобрения» приведены результаты сравнения реакции на удобрение 4 видов злаков, причем в этом случае была задействована вся иерархия фитоценотических структур на градиенте ее усложнения — РП, ЗП, ДП, ТК и естественные сообщества. Это позволило установить ряд виолетности злаков в условиях интенсивного удобрения *Dactylis glomerata—Alopecurus pratensis—Phleum pratense—Anthoxanthum odoratum*.

Интересен вывод о положительной корреляции реакций видов на удобрение и увеличение площади питания. Ярко проиллюстрировано различие реакции на удобрение в чистом посеве и естественном сообществе олиготрофных злаков. Душистый колосок хорошо отзывается на удобрения в условиях РП и ЗП, но угнетается в ТП и естественных травостоях.

В экспериментах по трансплантации растений в общей сложности было пересажено 450 растений, кроме четырех уже перечисленных злаков, 2 сложноцветных — *Achillea millefolium* и *Centaurea jacea*. Трансплантация растений из питомника в дернину естественного луга осуществлялась на стадии ювенилов и взрослых генеративных особей, причем в первом варианте все трансплантанты быстро отмирали, так как были не в состоянии конкурировать с растениями лугового ценоза. Во втором варианте растения приживались, но быстро уменьшали свои размеры до той же величины, которую имели их аборигенные сородичи в травостое. Процесс был выражен тем ярче, чем менее соответство-

вали потребности растений условиям бедного луга. Так, при пересадке в неудобренный травостой масса растений тимофеевки луговой уменьшилась в 27 раз (!!), лисохвоста лугового — в 10 раз, колоска душистого — только в 3.5 раза. При удобрении положение изменяется и верховые злаки меняют энергию кущения, генеративность и массу особей в меньшей степени, зато 3 прочих вида, как и следовало ожидать, выпадают, так как их конкурентные преимущества проявляются лишь в условиях обедненных почв.

Изучался биотипический отбор в популяциях душистого колоска и лисохвоста лугового. Популяция лисохвоста более или менее гомогенна, и различающиеся формы выявлены лишь у душистого колоска. Сделан ценный вывод об использовании этих форм для рекультивации нарушенных земель: «Позднеспелая форма с более высокой энергией роста и плодоношения, характеризующаяся более стабильным водным обменом, должна, по-видимому, иметь преимущества перед скороспелой формой при освоении видом пустошей, пахотных земель, промышленных отвалов, т. е. в условиях, исключающих острую межвидовую конкуренцию. В луговых сообществах преимущество получает скороспелая форма, так как колосок душистый — вид с низкой конкурентной способностью» (с. 79).

В разделе «Реакция бобовых на минеральные удобрения и давление лугового фитоценоза» подробно проанализированы ценотические реакции у двух видов клевера — *Trifolium pratense*, *T. hybridum* — и некоторых других видов.

В заключающем главу разделе «Сравнительный анализ реакции видов на минеральные удобрения в луговом фитоценозе» на основе встречаемости видов они объединены в 4 группы. Не возражая в принципе против такого разделения, обратим внимание авторов на недостаточность выборки из 25 площадок для статистической оценки встречаемости видов. Доверительные интервалы получаемых значений при этом будут очень широки, и потому при отнесении видов к той или иной группе возможны ошибки. Больший интерес представляет разделение видов на 3 группы по реакции на удобрения.

В группе 1 — виды, которые выпали уже в первый год использования удобрений (чтобы «подтолкнуть» процесс, как отмечалось, были применены очень высокие дозы азота — по 300 кг/га действующего вещества). Это мхи *Climacium*, *Mnium*, *Thuidium* и другие; травы *Equisetum arvense*, *Rhinanthus minor*, *Luzula multiflira*, *L. pilosa*, *Carex pallescens* и другие; сеянцы древесных растений (*Pinus sylvestris*, *Prunus padus*, *Alnus incana*). В группе 2 — виды, «вытолкнутые» из травостоя на втором году применения удобрений (*Anthoxanthum odoratum*, *Leucanthemum vulgare*, *Knautia arvensis*). Наконец, к группе 3 принадлежат виды, которые относительно устойчивы и удерживались в травостое до конца срока наблюдения (злаки — *Agrostis tenuis*, *Festuca rubra*, *Poa pratensis*; бобовые — *Lathyrus pratensis*, *Vicia cracca*, *V. sepium*; разнотравье — *Alchemilla monticola*, *Geranium sylvaticum*, *Ranunculus auricomus*, *Rumex acetosa*, *Taraxacum officinale*). Несколько неожиданным оказалось более мощное доминирование на удобренном лугу лисохвоста лугового по сравнению с ежой сборной — авторы объяснили его исходным состоянием популяций этих видов в естественном сообществе.

В главе 4 «Потребление азота и зольных элементов видами луговых растений и сообществом» подчеркивается изменение уровня общего баланса химических элементов: «Снижение на фоне удобрений и без того низкой насыщенности почвы основаниями привело к нарушению кальциевого обмена в системе почва—растения. Снизилось содержание кальция в надземной и подземной массах сообщества. Недостаток кальция в опаде ослабил микробиологическую деятельность, что способствовало накоплению больших запасов мертвых растительных остатков. Уменьшение отношений Ca : P и Ca : Mg в травостое удобряемого луга снижает кормовые достоинства получаемого с него сена, а увеличение отношения K : Ca в растениях снижает их устойчивость к неблагоприятным условиям среды, в частности к недостатку света в густом травостое и к периодическому дифициту влаги в верхних горизонтах почвы» (с. 137).

Достаточно аргументированно раскрыт и механизм «выталкивания» из сообщества аборигенных видов, они проигрывают верховым злакам не из-за не-

достатка поглощения минеральных элементов, а вследствие затенения, которое создает плотный ярус верховых злаков.

Глава 5 «Общие выводы и рекомендации» является теоретическим резюме книги. Основной практический вывод — перспективность восстановления сильно нарушенных травостоев высевом многокомпонентных травосмесей, которые затем в ходе автогенной сукцессии насыщаются видами аборигенных лугов, но при регулярном удобрении небольшими дозами (80—120 кг/га азота) могут длительное время давать высокий урожай за счет доминирования верховых злаков. Увеличенные дозы удобрений оправданны лишь при многоукосном использовании лугов в течение 3—4 лет.

Заканчивая рецензию, остается подчеркнуть, что литература по экспериментальной фитоценологии и луговедению пополнилась ценной книгой, которая будет полезна также и практикам-луговодам.

Б. Миркин, Н. Муст.

Башкирский государственный университет, Уфа.

Получено 29 V 1987.

ХРОНИКА

УДК 630.89.061.3

ФИНСКО-СОВЕТСКИЙ СИМПОЗИУМ ПО ДИКОРАСТУЩИМ НЕДРЕВЕСНЫМ ПРОДУКТАМ ЛЕСА

(г. Ювяскюля, Финляндия, 25—29 VIII 1986 г.)

V. F. YUDINA, T. V. BELONOGOVA. FINNISH-SOVIET SYMPOSIUM ON THE NON-WOODY FOREST PRODUCTS

25—29 VIII 1986 г. в г. Ювяскюля (Финляндия) проходил первый финско-советский симпозиум по дикорастущим недревесным продуктам леса, организованный Академией наук Финляндии. На симпозиуме обсуждались вопросы биологии, рационального использования ягод и грибов, организации их сбора. В состав делегации Советского Союза входило 10 человек — представители Института зоологии и ботаники АН ЭССР, АН ЛатвССР, Карельского филиала АН СССР, Литовского научно-исследовательского института лесного хозяйства, Костромской лесной опытной станции.

Во вступительном слове заместитель ректора университета г. Ювяскюля профессор Микко Раатикайнен сердечно приветствовал участников симпозиума и пожелал всем успешной работы. На симпозиуме было заслушано 25 докладов, посвященных изучению и использованию брусники, черники, морошки, клюквы и грибов.

В докладе **И. Вяннинен, М. Раатикайнена и С. Лааксо** (Университет г. Ювяскюля) «Фенология черники в разных частях Финляндии» приведены экспериментальные данные по пересадке клонов черники (*Vaccinium myrtillus* L.), взятых из разных частей Финляндии и высаженных в одинаковых условиях. Установлено, что у северных и южных клонов продолжительность фенофаз от начала развития клонов до созревания ягод была одинаковой, а период от созревания ягод до подготовки к зиме северные клоны прошли быстрее. Продолжительность активных физиологических процессов у северных клонов оказалась на 5 сут короче, чем у южных, а фаза цветения и созревания ягод, напротив, короче у южных клонов. Прирост побегов у северных клонов был меньше. На основании двулетних наблюдений авторы пришли к заключению, что «внутренние часы» растений черники северных клонов идут быстрее, чем южных. Высказано предположение, что в начале вегетационного периода решающим фактором, влияющим на рост и развитие черники, является температура воздуха, а в конце его — фотопериодизм.

С. Лааксо (Университет г. Ювяскюля) в докладе «Динамика урожая ягод черники в течение периода сбора» показаны качественные и количественные изменения ягод черники в период созревания. Как отмечает автор, оптимальным для заготовки надо считать период с 5 по 15 августа, затем в течение месяца пригодная к сбору часть урожая снижается на четверть, а за 50 дн — наполовину. В оптимальный для заготовки период масса 1 л ягод составляет 1.05 кг. Эта величина оказывается максимальной. К концу августа и позднее возрастает доля поврежденных ягод, в октябре эксплуатационный урожай доходит до нуля.

Доклад **М. Раатикайнена и И. Вяннинен** (Университет г. Ювяскюля) «Влияние условий зимы 1984—1985 гг. на урожай черники в Финляндии» посвящен анализу последствия условий зимы на популяции черники. Авторы изучили цветочные почки растений из 129 популяций, собранных в северной, средней и южной частях страны. Наибольшее число (81 %) поврежденных почек отмечено в популяциях из средней части Финляндии в районах с небольшим снеговым покровом. В северных районах глубокий снежный покров предохранял чернику от вымерзания, здесь было повреждено 16 % почек. Данные анализов цветочных почек подтвердили и результаты сбора ягод. Самым высоким оказался урожай ягод в районах с мощным снеговым покровом.

Некоторые данные по физиологии черники и брусники в зимний период приведены в докладе **П. Хаваса** (Университет г. Оулу) «О зимовании лесных ягод». В течение зимы

1984—1985 гг. в контролируемых условиях изучалась транспирация лесных растений; при этом был использован новый метод, основанный на определении содержания в воздухе водяного пара. Установлена прямая зависимость между температурой и транспирацией при благоприятной влажности. У растений, взятых в зимний период из леса, через 1—3 дня после помещения их в камеру начинался процесс транспирации, но показатели транспирации были ниже, чем летом. Кроме того, определялся химический состав побегов черники в зимний период. Исследования в этом направлении будут продолжаться.

В докладе **М. Хяркэнен** (Университет г. Хельсинки) «Подготовка к сбору недревесных продуктов леса в Финляндии» сообщалось о работе курсов по подготовке сборщиков, организуемых министерством профессионального образования. Обучение сборщиков проводится ежегодно перед заготовительным сезоном, полученные знания проверяются на экзамене. Наряду с этим организована публикация хорошо иллюстрированных справочников товарных и ядовитых грибов, лекарственных растений. После доклада был показан фильм о подготовке сборщиков грибов.

Э. Охеноя (Университет г. Оулу) в докладе «Влияние мероприятий лесного хозяйства на урожай лесных грибов» отмечено, что рубка древостоя (особенно сплошная) резко уменьшает количество видов грибов и их урожаи. Прореживание, которое проводится в период смыкания культур, тоже не способствует плодоношению грибов. Исключение составляют случаи, когда в сосновых древостоях применяют прореживание малой (до 30 %) интенсивности и при этом оставляют березу. Осушение торфяных почв в сочетании с внесением удобрений оказывает положительное влияние на урожай грибов. Подчеркивалось существенное антропогенное влияние на видовой состав и урожайность грибов.

Доклад **В. Хинтикка** (Университет г. Хельсинки) «Наблюдения за флорой макромицетов в олиготрофных сосновых лесах разного возраста» посвящен изучению видового состава и плодоношения грибов (макромицетов) в сосновых древостоях разного возраста, густоты и различных по почвенным условиям. Наибольшее число плодовых тел собрано в 20—30-летних, относительно густых сосняках.

В докладе **М. Пеллинена** (Акционерное общество ВУОНОС, г. Оутокумпу) «Выращивание шампиньона и лентинуса» указывалось, что в Финляндии в большом объеме выращивают 2 вида грибов — шампиньоны (*Agaricus bisporus* (Lange) Imbach) и лентинус (*Lentinus edodes*). Годовое производство составляет 100—250 т, в перспективе оно увеличится до 500 т. Шампиньоны выращивают круглогодично в теплицах и парниках, имеются крупноблочные туннели с кондиционированным воздухом. Компост готовят из конского или куриного навоза вперемешку с соломой. Цена шампиньонов — 40—50 марок/кг.

Лентинус выращивают на гнилом дереве или на спрессованных опилках. Парники для лентинуса производят 4 фабрики, которые продают их частным хозяевам. Цена лентинуса в магазинах 100—150 марок/кг; его используют в небольшом количестве в качестве приправы. По выращиванию лентинуса Финляндия занимает ведущее положение в Европе, в ближайшие годы его производство должно достигнуть 50—100 т в год.

К. Сало (НИИ лесного хозяйста, г. Йоенсуо) в докладе «Заготовка лесных ягод и грибов в Финляндии» были приведены сведения о запасах ягод, грибов и их использовании. Отмечалось, что запасы брусники составляют 200 тыс. т, население собирает 11 %; черники — 150—200 тыс. т, собирают — 4 %; морошки — 25 тыс. т, сбор — 20 %; клюквы — 25—50 тыс. т, сбор — 10 %. В Восточной Финляндии наибольшее количество грибов произрастает в сосняках черничных, брусничных и вересковых.

Лучшие типы леса для сбора млечников — старые изреженные леса, для болетовых — молодые изреженные леса. Строчки собирают, как правило, на вырубках, причем в основном на таких, где почва обработана под лесные культуры. Стоимость урожая грибов и ягод составляет в среднем 3—4 % от стоимости всей продукции леса.

В докладе **О. Саастамойнена** (Университет г. Йоенсуо) и **С. Лохинивы** (Исследовательская станция г. Рованиеми) «Сбор ягод и грибов в области Рованиеми» отмечалось, что сбор ягод и грибов в этой области составляет значительную долю в местном лесопользовании. Методом опроса установлено, что 77—81 % ягод (брусника, черника, морошка), 30—35 % грибов собирает население. В зависимости от урожайности один человек за сезон может заготовить 15—29 кг ягод и 1.0—1.3 кг грибов. В этой области ягод собирают больше, чем в среднем по Финляндии, а грибов меньше. Грибы подразделяются на строчки и «прочие грибы», строчки составляют значительную долю всех собираемых грибов.

В докладе **М. Куяла** (Предприятие по исследованию рынка, общество «Пеллерво») «Проект „Марси“ — подсчет урожая ягод и грибов в Финляндии в десятилетний период 1977—1986 гг.» были приведены данные о краткосрочном прогнозировании урожая ягод

и грибов. Проект «Марси» — общегосударственное мероприятие, финансируемое министерством лесного и сельского хозяйства и перерабатывающими предприятиями. Вся страна разделена на 18 районов, в каждом имеется районный информатор, которому информаторы в коммунах передают сведения о цветении ягод, зеленых и спелых плодах, а также о плодоношении грибов. Учет урожая осуществляют в июле—сентябре. Все сведения в течение 1—2 дн поступают в общество «Пеллерво», обрабатываются с помощью ЭВМ и сразу же сообщаются предприятиям и населению (через газеты и телевидение). По окончании периода заготовки прогнозируемые данные уточняют в торговых предприятиях. Анализируя 10-летние материалы, Куяла отмечает большие колебания урожая ягод и грибов по годам. Закупки брусники, например, колеблются от 1.7 до 10.2 тыс. т, черники — 0.7—5.2 тыс. т, морошки — 70—1300 т. Наибольшее количество ягод продают в Лапландии (46 %) и средней части Финляндии (в городах Оулу и Каинуу, 39 %). Торговое значение грибов существенно ниже, в урожайный год (1985) в торговлю поступило 78 т лисичек, 132 т болетовых, 915 т млечников. Более 86 % грибов заготавливается в восточной части Финляндии.

Вопросам плодоношения морошки (*Rubus chamaemorus* L.) был посвящен совместный доклад **У. Рейер** (Институт зоологии и ботаники АН ЭССР, г. Тарту) и **Й. Кортесхарю** (НИИ лесного хозяйства, исследовательская станция «Колари») «Урожай морошки и факторы, влияющие на него». Указано, что наибольшее влияние на плодоношение морошки оказывают погодные условия, особенно в период цветения. Заморозки в этот момент часто приводят к полному неурожаю ягод. Кроме того, заморозки могут оказать губительное действие не только на цветки, но и на завязи и зеленые плоды, которые повреждаются при температуре —2° С. Наряду с неблагоприятными погодными условиями отрицательное влияние на урожай морошки оказывают вредители, в частности жук-листоед рода Galerucella Crocth, из-за которого в отдельные годы происходит значительное снижение урожая на северо-западе Финляндии и в Северной Карелии. Отмечена трудность борьбы с этим жуком, так как он повреждает морошку во время цветения, когда нельзя отпугивать насекомых-опылителей.

Два доклада были представлены **А. Ф. Черкасовым** (Лесная опытная станция, г. Кострома): «Классификация недревесных ресурсов леса» и «Урожайность клюквы в СССР». В первом докладе автор познакомил участников семинара с понятием «недревесные ресурсы», дал их классификацию. Недревесные ресурсы он делит на три группы, в каждую из которых входят более мелкие единицы: I группа — растительные ресурсы — включает пищевые, лекарственные, медоносные, технические, кормовые; II — ресурсы животных — позвоночных (птицы, звери, рыба) и беспозвоночных; III — средозащитные (климаторегулирующие, водорегулирующие и водоохранные, почвозащитные) и социальные (санитарно-гигиенические и рекреационные). Второй доклад посвящен анализу урожайности клюквы на территории Советского Союза. Показаны существенные колебания урожая клюквы в различных регионах страны, выделены районы с высокой и низкой урожайностью.

Д. К. Будрюнене (ЛитНИИЛХ, Каунас—Гирионис) в докладе «Модель рационального использования ресурсов сырьевых растений в интенсивном лесном хозяйстве» отметила, что для рационального использования ресурсов сырьевых растений важное значение имеет их инвентаризация. В ЛитССР учет важнейших видов ягод и лекарственных растений проводится Литовским лесоустроительным предприятием ВО «Леспроект» по методике, разработанной в ЛитНИИЛХе. Наряду с этим проводятся исследования по оценке и выделению хозяйственно ценных площадей отдельных видов сырьевых растений, даются практические рекомендации по их использованию, в частности, в лесохозяйственной практике применяются рекомендации по сохранению и повышению продуктивности толокнянки обыкновенной (*Arctostaphylos uva-ursi* (L) Spreng.).

А. К. Рипа (Ботанический сад АН ЛатвССР, г. Саласпилс) в докладе «Вопросы рационального использования, воспроизводства и охраны клюквы в Латвийской ССР» привел данные об опытах по интродукции клюквы крупноплодной (*Oxycoccus marcocarpus* (Ait.) Pers.) и влиянию минеральных удобрений на рост и плодоношение клюквы болотной (*O. palustris* Pers.), произрастающей на болотах Латвии.

Вопросы рационального использования ягодных ресурсов в Карелии рассматривались в докладе **Т. В. Белоноговой** (Институт леса Карельского филиала АН СССР, г. Петрозаводск) «Прогнозирование урожая и оптимизация заготовок ягод в лесах южной Карелии». На основании многолетних наблюдений получены средние данные сезонного развития брусники и черники, что способствует более полному освоению ягодных ресурсов.

В. Ф. Юдина (Институт биологии Карельского филиала АН СССР, г. Петрозаводск) в докладе «Изучение клюквы болотной в Карельской АССР» привела данные о распростра-

нении клюквы на территории республики, формовом разнообразии ягод, динамике урожая, влиянии климатических факторов и минеральных удобрений на рост и плодоношение клюквы.

Доклад **А. А. Кучко** (Институт леса Карельского филиала АН СССР, г. Петрозаводск) «Урожайность черники и брусники в лесах Карелии и определяющие ее факторы» посвящен влиянию экологических факторов на плодоношение ягодников. Отмечено, что оптимальные условия для плодоношения черники создаются в черничных типах леса с полнотой древостоя 0.3—0.7, экологический оптимум брусники — в низкосомкнутых сосняках на свежих песчаных почвах и на вырубках из-под сосновых и еловых лесов.

Малоизученные аспекты экологии грибов, взаимоотношения их с насекомыми рассматривались в докладе **Е. Б. Яковлева** (Институт леса Карельского филиала АН СССР, г. Петрозаводск) «Повреждения, вызванные насекомыми у съедобных грибов в лесах южной Карелии и биолого-экологические особенности важнейших вредителей-насекомых». В результате 8-летних исследований плодоношения и повреждаемости грибов выявлено более 200 видов насекомых из 27 семейств, заселяющих плодовые тела съедобных грибов. В основном это представители отряда двукрылых. Разрушителями плодовых тел являются те виды комаров и мух, которые заселяют молодые, недавно появившиеся плодовые тела. Каждый вид грибов имеет свой специфический состав и соотношение доминирующих видов вредителей, что коррелирует с общей повреждаемостью плодовых тел. Самый разнообразный спектр разрушителей плодовых тел имеют белый гриб, масленок поздний, сыроежка, колпак кольчатый; повреждаемость их составляет около 80 % урожая. Осиновики, березовики, моховики желто-бурые, млечники повреждаются на 50 %; самая низкая повреждаемость у строчков и лисичек, которые заселяются только многоядными видами насекомых, специфических же видов вредителей у них не обнаружено. Установлены консортивные отношения между грибами и насекомыми.

Влиянию удобрений на плодоношение грибов посвящен доклад **В. И. Шубина** (Институт леса Карельского филиала АН СССР, г. Петрозаводск). Исследования проводились в сосняке брусничном и березняке разнотравном в течение 1970—1985 гг. Показано, что в сосняке брусничном при внесении полного удобрения через 3—5 лет видовой состав съедобных грибов сохраняется, их урожайность увеличивается в отдельные годы в 3—5 раз, а в среднем — в 1.7 раза. Внесение только азотного удобрения ослабило плодоношение на 21—34 %. Удобрения не подавляют микоризообразование у сосны. В березняке внесение удобрений уменьшило плодоношение ценных съедобных грибов, однако с ослаблением действия удобрений урожай их восстанавливается.

В докладе **К. Каламеес** (Институт зоологии и ботаники АН ЭССР, г. Тарту) «Урожай грибов в сосняках вересковых Северной Эстонии» приведены данные о видовом составе грибов в этом типе леса, динамике урожая.

В соответствии с программой симпозиума его участники совершили ряд экскурсий на предприятия по заготовке и переработке дикорастущих ягод и грибов, познакомились с работой лесной станции Научно-исследовательского института лесного хозяйства в г. Йоенсуу и посетили университет.

Симпозиум позволил финским и советским ученым ближе познакомиться с результатами работ, обменяться опытом, обсудить дискуссионные вопросы по рациональному использованию дикорастущих ягод и грибов, наметить пути дальнейших исследований. Советская делегация выразила искреннюю благодарность финским коллегам за прекрасную организацию симпозиума, что способствовало плодотворной работе его участников.

В. Ф. Юдина, Т. В. Белоногова.

Институт биологии Карельского филиала АН СССР,
Институт леса Карельского филиала АН СССР,
Петрозаводск.

УДК 06.053 : 581.12

ВСЕСОЮЗНОЕ РАБОЧЕЕ СОВЕЩАНИЕ «РОЛЬ ДЫХАНИЯ В ПРОДУКЦИОННОМ ПРОЦЕССЕ РАСТЕНИЯ»

(Сыктывкар, 10—12 III 1987)

O. A. SEMIKHATOVA. THE ALL-UNION WORKING CONFERENCE «THE ROLE OF RESPIRATION IN THE PRODUCTIVE PROCESS OF PLANTS» (SIKTIVKAR, 10—12 III 1987)

Совещание, организаторами которого были секция физиологии и биохимии растений Всесоюзного ботанического общества (Ленинградское отд-ние) и лаборатория экологической физиологии растений Института биологии Коми филиала АН СССР, проходило 10—12 марта 1987 г. в Сыктывкаре.

Совещание ставило своей целью обсуждение круга проблем, включающих вопросы дыхания растений в посевах и естественных фитоценозах, регуляторные аспекты дыхания и методологические принципы изучения взаимосвязи дыхания и продуктивности.

В работе приняли участие 62 человека из 23 научных учреждений и университетов: 39 специалистов прибыли из Москвы, Ленинграда, Пущино, Горького, Тарту, Киева, Новосибирска, Саратова, Казани, Свердловска, Петрозаводска, Кирова, Душанбе; 20 человек представляли Институт биологии Коми филиала АН СССР и 3 человека — Коми государственный педагогический институт и Сыктывкарский государственный университет.

Заслушано и обсуждено 28 докладов и научных сообщений.

Программа включала 3 симпозиума, на которых обсуждались: 1) цели, задачи и методология изучения функциональных составляющих дыхания; 2) вопросы моделирования дыхания и продуктивности растений; 3) проблемы изучения дыхания древесных видов.

Проведены дискуссии по влиянию внешних факторов на дыхание, по вопросам изучения углеродного баланса как показателя продукционного процесса растений, регуляции дыхания целого растения и окислительным процессам на свету.

Участники совещания отметили, что разделение дыхания на функциональные составляющие является удобным инструментом для изучения как регуляции дыхания внешними и внутренними факторами, так и энергетики дыхания.

Докладывались результаты разделения компонентов дыхания не только на уровне целого растения, но и органа, и ценоза. Рядом исследователей уточнялась зависимость коэффициента дыхания поддержания от содержания белка в биомассе. Представлены интересные данные о влиянии густоты посева на соотношение фотосинтеза и дыхания и продуктивности райграса. Эта работа проведена в Биологическом институте Коми филиала АН СССР. Обсуждена возможность объяснения температурной зависимости дыхания на основе реакции на температуру каждой из составляющих дыхания. Изложены разработанные приемы выделения функциональных составляющих дыхания у древесных. Сделана попытка количественно оценить транспортную составляющую.

В резолюции, принятой участниками совещания, признано целесообразным следующее:

1) считать основным направлением исследований роли дыхания в продукционном процессе изучение регуляции дыхания растений внешними и внутренними факторами на разных уровнях организации (орган, растение, ценоз);

2) усилить внимание к изучению связи дыхания с продуктивностью у важнейших сельскохозяйственных структур;

3) активизировать исследования дыхания дикорастущих растений разных климатических зон и древесных;

4) продолжить изучение зависимости дыхания роста и поддержания от факторов среды, возраста и фазы развития;

5) продолжить разработку математических моделей дыхания как элемента продукционного процесса растений, включить в модели факторы времени и влияния внешних условий;

6) усилить внимание к исследованиям функциональных составляющих дыхания на свету;

7) использовать рекомендации совещания по символике и терминологии показателей, используемых при изучении роли дыхания в продукционном процессе;

8) созвать следующее совещание через 2 года и провести его в Саратове на базе НИИСХ Юго-Востока.

О. А. Семихатова.

Получено 24 VI 1987.

Ботанический институт
им. В. Л. Комарова АН СССР,
Ленинград.

УКАЗАТЕЛЬ «БОТАНИЧЕСКОГО ЖУРНАЛА», т. 72 (1987)

Сообщения

Систематические обзоры и новые таксоны

Флористические находки

Методика ботанических исследований

Охрана растительного мира

Числа хромосом

Потери науки

Юбилеи и даты

Критика и библиография

Хроника

Во Всесоюзном ботаническом обществе

CONTENTS

СОДЕРЖАНИЕ

Зав. редакцией *М. П. Тулина*. Технический редактор *Г. А. Смирнова*
Корректоры *Т. И. Зайцева* и *В. В. Крайнева*

Сдано в набор 8.09.87. Подписано к печати 23.11.87. М-17334. Формат бумаги 70×108¹/₁₆.
Бумага типографская № 2. Гарнитура обыкновенная. Печать высокая. Усл. печ. л. 14.70.
Усл. кр.-отт. 15.15. Уч.-изд. л. 18.06. Тираж 2248. Тип. зак. 1987.

Ордена Трудового Красного Знамени издательство «Наука», Ленинградское отделение
199034, Ленинград, В-34, Менделеевская линия, 1
«Ботанический журнал», тел. 218-36-12

Ордена Трудового Красного Знамени Первая типография издательства «Наука»,
199034, Ленинград, В-34, 9 линия, 12

1 р. 90 к.

Индекс 70056

Ботанический журнал, 1987, т. 72, 12, 1561—1728